Tome 40, nº 32. — Décembre 1933

Die Parasitenfauna der Gattung Coregonus

EINE PARASITOLOGISCHE UND TIERGEOGRAPHISCHE STUDIE

von

Prof. F. ZSCHOKKE

Basel.

INHALTSVERZEICHNIS.

I. DAS VORKOMMEN UND DIE VERTEILUNG DER FISCHPARASITEN.

Das Vorkommen, sowie die faunistische und geographische Verteilung der Schmarotzer sind das Produkt einer Reihe hauptsächlich biologischer Faktoren. Vor allem ist entscheidend für das Auftreten der Parasiten die Gegenwart geeigneter Wirte und Zwischenwirte; denn in der Regel sind die parasitischen Würmer an bestimmte Wirte gebunden, für die sie bezeichnend werden. Dieser Erfahrungstatsache gibt FUHRMANN (35) bei den Vogelcestoden mit den Worten Ausdruck: « Chaque groupe d'oiseaux a ses formes de Ténias qui lui appartiennent en propre....., aucune espèce de ténias d'un groupe d'oiseaux ne se trouve en parasite chez une espèce d'oiseaux d'un autre groupe. »

Die verschiedenen Vogelgruppen sind also nicht nur morphologisch und anatomisch charakterisiert, sondern auch durch die Zusammensetzung der sie bewohnenden Helminthenfauna. Derselbe Autor (39) betont, dass auch die monogenen und digenen Trematoden an und in ganz bestimmten Wirten vorkommen. Sie befallen nur eine Art, oder höchstens wenige, nahe verwandte Arten von Wirtstieren.

Für die Fische, besonders für die Knochenfische, gilt die Regel der spezifischen Zugehörigkeit bestimmter parasitischer Würmer nicht so streng wie für die Vögel, Reptilien und Säugetiere. Die vorliegende Arbeit wird zahlreiche Helminthen zu nennen haben, die über mancherlei und systematisch recht verschieden gestellte Fische des Süsswassers und zugleich des Meeres verbreitet sind. Das gilt vor allem für Nematoden und Acanthocephalen, aber in gewissem Umfang auch für Trematoden und für Cestoden.

Sogar die einzelnen Arten der Gattung *Ichthyotaenia* können,

nach Fuhrmann (32, 33), recht verschiedene Wirte bewohnen, und Riggenbach (131) fügt bei, dass die einzelnen Species des Genus nicht typisch für Fischarten sondern für Fisch-Familien seien, so *Ichthyotaenia longicollis* für Salmoniden, *Ichth. torulosa* für Cypriniden.

Daneben fehlt es allerdings auch nicht an Schmarotzern, die nur bei einer oder wenigen unter sich nahe verwandten Fischarten vorkommen. So beherbergen die lachsartigen Fische eine ganze Anzahl für sie exclusiv typischer Helminthen.

Die Bindung eines Parasiten an einen ganz bestimmten Wirt hängt übrigens weitgehend von seiner Fähigkeit ab, sich an die Verdauungssäfte des Trägers anzupassen. Je nach dem Grad dieser Anpassungsfähigkeit wird sich der Schmarotzer nur in einem oder in mehr oder weniger zahlreichen und systematisch oft recht verschiedenen Geschöpfen entwickeln können. So findet physiologisch und chemisch eine gewisse Auslese der Parasiten statt. In erster Linie würde also nicht die Art der Nahrung, sondern die Art der Verdauung für die Entstehung und die Zusammensetzung einer Parasitenfauna verantwortlich zu machen sein und bei sehr verschiedenen Wirten einem ähnlichen Schmarotzerbestand rufen. Diese Gedanken hat besonders Linton (88) ausgeführt. Aehnlichkeit des Baus, der Lebensweise und der Darmphysiologie sind die Vorbedingungen für eine ähnliche Parasitenbevölkerung. Gleiche Gedankengänge über den Grund der systematischen Aehnlichkeit des Parasitenbestandes in Tieren weit auseinander liegender Lokalitäten haben Lönnberg (92), Zschokke (206), Zschokke und Heitz (214) geäussert.

Ganz allgemein gilt der Satz, dass die geographische Verbreitung eines Parasiten in erster Linie vom Vorkommen seines Wirtes abhängt. « Die Schmarotzer der Fische treten auf dem Erdball überall da auf, wo die ihnen zusagenden Wirte ihr Leben fristen », schreiben Zschokke und Heitz (214). So erhalten die Schmarotzer nicht selten kosmopolitische Verbreitung. Als Beispiele mögen wieder zahlreiche Salmonidenparasiten dienen.

Aehnlich äussern sich Fuhrmann (39), Prenant (128) und manche andere.

Die grosse Mehrzahl der Fischparasiten bedarf zu ihrer Uebertragung auf den Hauptwirt, in dem die Geschlechtsreife erreicht werden soll, einen bestimmten tierischen Zwischenträger. Das

Vorkommen dieses « Zwischenwirtes » wird also weiter für das Auftreten und die Verbreitung des Schmarotzers ausschlaggebend sein. Es sind indessen auch Fälle bekannt geworden, in denen das Vorkommen des Parasiten die Grenzen des Verbreitungsgebietes des Wirtes nicht erreicht. Dafür mag der Mangel an geeigneten Zwischenwirten und die Ungunst äuserer Bedingungen (Temperatur für Infektion ungeeignet) verantwortlich gemacht werden (Wülker 195).

Andere Parasiten besitzen eine weitere Verbreitung als die für sie typischen Wirte. Als Beispiel nennt La Rue (72) *Ichthyotaenia longicollis*, die über den Wohnbezirk der von ihr gewöhnlich infizierten Coregonenarten hinausgreift. In solchen Fällen wird Wanderung der Fische und Anpassung der Schmarotzer an neue, passende Haupt- und Zwischenwirte zur Erklärung herbeigezogen. Auch künstlicher Fischeinsatz in fremde Gewässer und Transport der Parasiten durch fischfressende Vögel mag gelegentlich ähnliche Resultate zeitigen.

In grossen Seen, wie dem Ladoga, werden die Parasiten die beste Gelegenheit finden, ihren faunistischen Verbreitungsbezirk zu erweitern, da die Fauna der Wirte und Zwischenwirte sich in solchen Becken reich entfaltet (Jäärskelainen 216). Immerhin ist zu bedenken, dass die Infektionsfähigkeit neuer Träger und Zwischenträger eine höchst verschiedene ist. Michajlow (105) zeigte jüngst experimentell, dass die einzelnen Arten der Copepoden der Gattungen *Cyclops* und *Diaptomus* für die Infektion mit dem Procercoiden des Cestoden *Triaenophorus nodulosus* in sehr verschiedenen Grade empfänglich sind. Physiologische Faktoren, Anpassung des Parasiten an Wirt und Zwischenwirt, spielen in all diesen Fällen eine entscheidende Rolle.

So lässt sich die Regel verstehen, dass die Verbreitung eines Parasiten von der Verbreitung seiner Wirte und Zwischenwirte abhängig ist, und dass das geographische Vorkommen von Gast und Wirt sich in grossen Zügen deckt. Je grösser die Zahl der Zwischenwirte ist, die von einem Schmarotzer während seines Entwicklungsganges durchlaufen werden müssen, desto beschränkter wird die Verbreitung des Parasiten sein. Dafür liefern die entoparasitischen Trematoden und unter den Cestoden die Bothriocephalen gute Beispiele. Diese Würmer bedürfen mehrerer verschiedener Zwischenträger, deren lokale Coexistenz nicht überall

zutrifft. Der enge Zusammenhang zwischen der Biologie des Zwischenwirtes und dem Auftreten des Parasiten ergibt sich besonders klar in den Fällen, wo Planktonkrebse als Zwischenträger benützt werden. Diese Schwebeorganismen treten massenhaft auf. Dementsprechend ist auch der Fischdarm mit den durch Krebsnahrung übertragenen Bandwürmern oft vollständig angefüllt (Bittner und Sprehn 13).

Viele Planktoncrustaceen erscheinen und verschwinden im Jahreslauf in einem bestimmten zeitlichen Rhythmus. Ein entsprechender Cyclus gilt auch für die durch sie übertragenen Schmarotzer. Das zeigt sich klar an den Fischtaenien. Ihr Jahrescyclus wurde von zahlreichen Forschern (v. Linstow 81; Meggitt 104; Nufer 117; Krämer 65; Barbieri 81; Schneider 145; Wagner 184; Riggenbach 131; Zschokke 202 u.a.m.) in übereinstimmender Weise festgestellt.

Im Winter ist der Fischdarm in der Regel mit jungen, unreifen Ichthyotaenien vollgestopft. Die Geschlechtsreife tritt im Frühjahr und in den ersten Sommerwochen ein. Bald verlassen die mit reifen Eiern beladenen Kettenwürmer den Darm und entleeren Mengen von Onchosphären in das Wasser. Als Zwischenwirte dienen Plankton-Copepoden und -Cladoceren. Einige Arten von Ichthyotaenien verschwinden im Sommer und Herbst im Strobilazustand ganz.

Die an planktontische Zwischenwirte gebundenen Parasiten sind endlich fast ausschliesslich Gäste von Bewohnern des stehenden Wassers; denn dem Bach und Strom fehlt ein nennenswert entwickeltes Plankton.

Die höchste Bedeutung für den Parasiten besitzt der Zwischenwirt als Nahrung des Hauptwirtes; denn der in zahlreichen Varianten wiederholte Satz behält seine volle Geltung, dass die Parasiten fauna eines Tieres nach Quantität und Qualität vor allem durch die aufgenommene Speise bedingt werde. Das spricht La Rue (72) kurz in den Worten aus: «The parasitic infestation of the host is determined by the food eaten. The character of the food is determined by the environment.»

So ist auch die Möglichkeit gegeben, aus dem Parasitenbestand auf die Lebensweise und besonders auf die Nahrung des Parasitenträgers zurückzuschliessen. Ward (185) äussert sich: «It is possible to gather from the parasitic fauna of any animal clear

evidence of its habits », und an anderer Stelle: « The parasitic fauna of any animal is primarily a function of its habitat.»

Nirgends lässt sich der Zusammenhang zwischen Ernährungsweise und Bestand der Parasitenfauna klarer erkennen als bei den Wanderfischen. Sie wechseln in regelmässiger Folge den Wohnort, Meer und Süsswasser. Lachs, Aal, Maifisch verschleppen marine Parasiten in die Flüsse und Seen und gelegentlich auch Schmarotzer aus dem süssen Wasser in das Salzwasser. Auf dieses Verhältnis hat zuerst ZSCHOKKE (204) in seinen Studien über die Parasiten des Rheinlachses, der im Strom aufsteigend keine Nahrung aufnimmt, aufmerksam gemacht. Seine Parasitenfauna besitzt im Rhein eine fast ganz maritime Zusammensetzung. HEITZ (47) hat diese Untersuchungen später auf breiter Basis fortgesetzt. Er kam zum Schlusse: « Die Parasiten sind deutliche Wegweiser für die Erkennung des Lebenslaufes eines Tieres. An ihnen kann jederzeit erkannt werden, wovon sich ihr Träger ernährt, wo er sich aufhält, ob er Nahrungsmangel leidet, oder ob er im Ueberfluss lebt.»

Aehnlich fand WARD (188, 189), dass der auf das süsse Wasser beschränkte amerikanische Sebagolachs eine formenarme Parasitenfauna von rein potamophilem Gepräge beherbergt, während nach M'INTOSH (106) im Taylachs, der im Meer wie im Fluss Nahrung aufnimmt, sich marine und fluviatile Parasiten mischen. Die Parasitenbevölkerung des schottischen Tweed-Lachses ist, nach TOSH (175), rein marinen Ursprungs. Aehnlich liegen die parasitologischen Verhältnisse beim wandernden Aal. Darüber berichtet LINTON (87). Im Meer gefangene Aale besassen neben zahlreichen marinen Schmarotzern auch Süsswasserformen.

Kaum anders dürften sich die Befunde bei den Wandervögeln gestalten. LÜHE schreibt den Reichtum der ostpreussischen Helminthenfauna an nordischen Formen dem Import von Eingeweidewürmern durch Wintergäste zu (95). ZUNKER (215) dagegen möchte bezweifeln, « dass die Wanderungen der Wirtstiere in grösserem Umfange zur Verschleppung der Parasiten beitragen."

Wie die Wanderung scheint auch die Winterruhe, während welcher die Nahrungsaufnahme ganz oder teilweise eingestellt wird, auf die Parasitenbesetzung eines Tieres einen Einfluss auszuüben. Darüber hat WARD (187) bei *Rana virescens* Beobachtungen angestellt.

Neben den im Wirt und im Parasiten wirkenden Faktoren wird der Reichtum der Parasitenwelt an Arten und Individuen beeinflusst durch die physikalischen und chemischen Bedingungen der Umgebung. Auf einen Punkt sei besonders hingewiesen. Das stehende Wasser gestattet der Parasitenfauna eine reichere Entfaltung als das fliessende. Es begünstigt das Vorkommen planktontischer Zwischenwirte, die für die Lebensgeschichte von Fischparasiten wichtig sind, und lässt die Entwicklung freier Eier und Jugendstadien der Helminthen in weiterem Umfange zu. Im See wird die Zahl der Species und Individuen von Parasiten und die Menge der Parasitenträger gesteigert, im Strom dagegen verringert.

Davon sprechen Zschokke (206) und Nufer (117): « Ein starker Prozentsatz der Rheinfische ist parasitenfrei; im Genfersee dagegen gehörten nicht mit Schmarotzern besetzte Fische zu den Seltenheiten. » Dasselbe Resultat lieferte die Untersuchung von Fischen zahlreicher anderer Flüsse und Wasserbecken (Vierwaldstättersee, Bodensee, Plöner See, Elbe, Bäche bei Nancy u.s.w.).

Das Auftreten der Parasiten hängt in erster Linie von der Gegenwart von Wirt und Zwischenwirt, von der Lebensweise beider und von der Beschaffenheit des bewohnten Raumes ab. Neben diesen biologischen Faktoren scheint aber auch die Stammesgeschichte des Parasitenträgers bei der Entstehung seiner Schmarotzerfauna eine Rolle zu spielen.

Als erster wies Von Ihering (221) darauf hin, dass die Zusammensetzung der Parasitenfauna zoogeographische und phylogenetische Rückschlüsse auf die Geschichte des Wirtes gestatten können. Die Helminthen sind « alte, schon aus der mesozoischen Fauna übernommene Gruppen. Die Landtiere werden auch durch die ausgedehntesten Wanderungen von ihren typischen Parasiten nicht befreit, wenn auch unter den neuen Verhältnissen zum alten Parasitenbestand weitere Elemente treten können. Es finden sich in Südamerika holarktische Helminthen nicht bei den alten autochthonen Vögeln und Säugetieren, sondern nur bei heterochthonen spät eingewanderten Wirten. So wird die Helminthologie zu einem wertvollen Hilfsmittel der analytischen Methode der Zoogeographie. Sie hilft die Geschichte von Tiergruppen ermitteln über die keine oder nur ungenügende geologische Daten vorliegen. »

Fuhrmann (35) warnt, beim heutigen unvollkommenen Stand

der Kenntnisse, vor voreiliger Verwendung der Helminthen zu zoogeographischen Folgerungen. Doch erinnert er zugleich an die merkwürdige Beobachtung, dass *Rhea americana* den Bandwurm des afrikanischen Strausses, *Davainea struthionis*, beherberge, während sonst die Cestoden in entsprechenden Vogelgruppen von Afrika und Amerika verschieden sind. Das Vorkommen von *Davainea struthionis* in beiden Erdteilen könnte auf die einstige Existenz eines antarktischen Kontinentes schliessen lassen.

Aehnlich liesse sich die von ZSCHOKKE (210-212) betonte Aehnlichkeit von Cestoden der australischen und südamerikanischen Beuteltiere zu Gunsten der Hypothese einer früheren Landverbindung der zwei heute weit getrennten Festlandmassen auswerten. Auch für die Fische hat der Satz eine gewisse Gültigkeit, dass die Zusammensetzung der Helminthenfauna sich zum Teil historisch deuten lasse.

LÖNNBERG (90) macht darauf aufmerksam, dass *Abothrium rugosum* die marinen Gadiden regelmässig bewohne, dass derselbe Bandwurm indessen auch in dem Süsswasserfisch *Lota lota*, der den Stockfischen nahe verwandt ist, wiederkehre. Er schreibt zum Schluss: «Vielleicht könnte man daraus schliessen, dass *A. rugosum* so hohen phylogenetischen Alters ist, dass es schon als Art herausdifferenziert war, bevor sich *Lota* von *Gadus* trennte.» Diese Ansicht sucht ZSCHOKKE (222) durch die Beobachtung zu stützen, dass *Lota* heute noch eine ganze Reihe mariner Helminthen beherbergt, die als Erbteil meerbewohnender Vorfahren betrachtet werden können. Er nennt, ausser *Abothrium rugosum* Rud. als marinen Ursprungs in *Lota Distomum simplex* Ols. und besonders das Jugendstadium von *Tetrarhynchus erinaceus* Van Ben. Die letztgenannte Cestodenlarve wurde in einer *Lota* aus dem Genfersee gefunden, einem meerfernen Gewässer, das nie mit dem Salzwasser in Beziehung stand. Die Parasitenfauna von *Lota* würde sich also aus alten, aus der Meerheimat einst mitgebrachten Formen zusammensetzen und aus neueren, im Süsswasser sekundär erworbenen Arten.

Noch rätselhafter gestaltet sich der Parasitenbestand des reinen Süsswasserbewohners Wels *(Silurus glanis)*. Neben nur im Süsswasser lebenden Schmarotzern beherbergt er den überwiegend marinen *Echinorhynchus gadi* O.F.M. und sogar eine, allerdings sehr selten gefundene *Tetrarhynchus*larve. Letztgenannter Para-

sit, wurde einmal in einem Wels des Bielersees, also vollständig meerfern, gefunden (222). Vielleicht handelt es sich auch hier um einen letzten Ueberrest einer Parasitenfauna marinen Gepräges. Sonst gehören Tetrarhynchen in Süsswasserfischen zu den grössten Seltenheiten. Einzig v. LINSTOW (83) stellte in der Muskulatur des Zitterwels aus dem Nil *(Malapterurus electricus)* die neue Art *Tetrarhynchobothrium fluviatile* fest.

Es scheint somit nicht aussichtslos, aus dem heutigen Vorkommen von Helminthen auf die frühere geographische Verteilung ihrer Wirte, auf ihre Schicksale und besonders auf ihre Wanderungen zurückzuschliessen. Die Helminthologie wird zu einem Hilfsmittel zoogeographischer und stammesgeschichtlicher Forschung.

Die vorliegende Arbeit beabsichtigt an einer zu derartigen Untersuchungen geeigneten Fischgruppe zu zeigen, in welchem Masse beiderlei Faktoren, biologische und historische, an der Entstehung einer Parasitenfauna teilnehmen.

II. DIE GATTUNG COREGONUS, IHRE HERKUNFT, GESCHICHTE, GEOGRAPHISCHE VERBREITUNG, LEBENSWEISE UND SYSTEMATIK.

Die umfangreiche Gattung *Coregonus* bietet ein gutes Material zu parasitologischen und zoogeographischen Studien in dem im ersten Abschnitt dieser Arbeit angedeuteten Sinn. Wir kennen die heutige Verbreitung und Verteilung der Coregoniden, ihre Wohnorte und ihre Lebensweise, ihre Anpassungsfähigkeit und morphologische Plastizität und besonders auch die Geschichte des Genus seit der Glacialzeit. Somit sind die hauptsächlichsten Faktoren bekannt, die auf die Entstehung und Zusammensetzung einer Parasitenfauna einen entscheidenden Einfluss ausüben.

Die Coregonen bilden eine Unterfamilie der lachsartigen Fische, der Salmoniden. Ihre Vertreter bewohnen in Europa zwei weit auseinander liegende Verbreitungszentren, die kalten und tiefen Seen am nördlichen Alpenrand und zahlreiche Wasserbecken rings um die Ostsee in Norddeutschland, Polen, in den baltischen Randstaaten, in Russland bis zum Weissen Meer und endlich in Skandinavien, Schottland und Irland. Die breite mitteleuropäische Lücke

zwischen dem nordischen und dem alpinen Wohngebiet beherbergt keine eingeborenen Coregonen. Im Norden erstreckt sich die Verbreitung der Coregoniden weit in den Polarkreis. Nordamerika und Nordasien (Sibirien) besitzen zahlreiche Vertreter des Genus *Coregonus.* Im allgemeinen handelt es sich also um Bewohner der nördlichen kalten und gemässigten Zone.

Die grössere Zahl der Coregonenarten ist in umfangreichen, tiefen und kühlen Seen zuhause und zwar als pelagische Schwimmer. Andere suchen den Grund oder das Ufer auf, und manche sind Wanderfische, die zur Laichzeit Wanderungen ins Süsswasser ausführen, oder sogar regelmässig aus dem Meer-und Brackwasser in die Flüsse und Seen aufsteigen. Einige besonders auffallende Beispiele von Coregonenwanderungen mögen Erwähnung finden.

Der Schnäpel *(Coregonus oxyrhynchus)* steigt in langsamer Fahrt in den Mittellauf der Ströme, in der Elbe bis gegen Magdeburg und Torgau, in der Weser bis zur Vereinigung von Fulda und Werra, im Rhein bis gegen Speier und Strassburg, um abgelaicht zum Meere zurückzukehren. Die Wandermaräne zieht von der Ostsee in Haffe, Flüsse und Seen, und der Schleissschnäpel findet den Weg in den Schlei. Besonders gewaltige Wanderungen führen die Coregonen in den grossen Flusssystemen Nordsibiriens (Ob, Irtisch, Lena) aus. Die Reise beginnt im Eismeer, und der durchwanderte Weg kann eine Länge von Tausenden von Kilometern messen. Aus Nordamerika sind die Laichwanderungen von *Coregonus clupeiformis* Mich. im Gebiet der grossen Seen bekannt, und auch in der Schweiz geht der Felchenzug nicht selten von Becken zu Becken, wobei auch strömendes Wasser nicht gemieden wird. Zograf (201) erwähnt, dass die Coregonen aus dem Onega- und Ladogasee zur Laichzeit in die Zuflüsse ziehen, und dass sie auch den bottnischen und finnischen Busen verlassen und das Brackwasser mit dem Süsswasser vertauschen, und Öckland (121) kennt eine Felchenart, den Omul *(Coregonus omul)*, der von der Küste des Karischen Meeres in die Flussläufe von Nowaja Semlja aufsteigt, um zu laichen.

Die wenigen Beispiele mögen genügend zeigen, dass neben den zahlreichen Coregonen, die Standfische sind, eine nicht geringe Zahl von Formen zeitlich regelmässige Laichwanderungen ausführt, und dass der Wandertrieb bei den einzelnen Arten recht ungleichmässig entwickelt ist. Aber auch Angehörige der gleichen

Art können sich von Ort zu Ort in der Wanderung verschieden verhalten. *Coregonus albula* ist in Norddeutschland gewöhnlich Standfisch. In Finnland aber, in Skandinavien und in einigen norddeutschen Seen führt derselbe Fisch zur Fortpflanzungszeit regelmässige Laichwanderungen aus.

Dem verschiedenen Aufenthaltsort der Felchen — Brackwasser und Süsswasser, Fläche, Seegrund und Ufer — entspricht eine verschiedene Nahrung. Auch im Leben des einzelnen Fisches findet ein deutlicher Nahrungswechsel statt, und von See zu See halten sich die Coregonen, je nach den gebotenen Verhältnissen, an verschiedene Speise.

Kaum eine Coregonenform ist streng monophag. Die grösste Rolle allerdings für die Ernährung spielen die Planktoncrustaceen und unter ihnen besonders die Cladocere *Bythotrephes longimanus*. Das melden Fuhrmann (34) für die Felchen des Neuenburgersees und R. Monti (108, 109) für diejenigen der oberitalienischen Gewässer. Wenn aber das Nahrungstier nicht in genügender Menge vorhanden ist, werden andere Planktonten, pelagisch schwimmende Insektenlarven und Nymphen und sogar Grund- und Ufertiere aufgenommen (Würmer, Fliegenlarven, Mollusken, Gammariden). Sogar kleinere Fische werden nicht verschont. Diese örtliche und zeitliche Anpassungsfähigkeit an wechselnde Nahrung dürfte ihren Ausdruck in wechselnder Zusammensetzung der Parasitenfauna der Felchen finden. Denn die Nahrungstiere sind zugleich die wichtigsten Ueberträger von Schmarotzern.

Von parasitologischem Einfluss könnte auch die fast unbegrenzte Fähigkeit der Coregonen zur Formen- und Varietätenbildung sein. Jedes zum Aufenthalt geeignete Wasserbecken beherbergt eine bis mehrere Felchenrassen. In 16 Schweizerseen allein leben nach Fatio (24), Gams (41) u.a. gegen 20 unterscheidbare Formen der Gattung *Coregonus*. Thienemann (168) kennt unter den norddeutschen Coregonen drei Hauptformen, die in eine grosse Zahl von Unterformen zerfallen. Aehnliches gilt, nach Kulmatycki (67), für die polnischen Coregonen.

Dazu kommt, dass neue Formen in der Gattung *Coregonus* in relativ sehr kurzer Zeit entstehen. Die Fähigkeit sich umzugestalten, die morphologische Plastizität, ist eine ausserordentlich rege. Thienemann (165, 166, 168, 170) zeigte in einer Reihe von Untersuchungen, dass im Lauf von knapp fünfzig Jahren, oder im

Verlauf von etwa sieben Generationen aus Sandfelchen, die als Eier aus dem Bodensee eingesetzt wurden, sich im Laacher See in der Eifel eine vollkommen neue, wohl charakterisierte Felchenform entwickelte. Zugleich fand eine totale Umstellung der Lebensweise statt. Aus dem Grob- und Grundtierfresser des Bodensees wurden in dem kleinen Eifelsee typische Planktonfresser. Entsprechende Beobachtungen über rasche Umbildung von Coregonen-Arten machte Surbeck (159) bei der Versetzung von *Coregonus schinzii nobilis* aus dem Vierwaldstättersee in den benachbarten Sempachersee. In allen diesen Fällen ist besonders das Kiemenfilter einer raschen und weitgehenden Veränderung unterworfen. Surbeck schreibt: « Wie dort (im Laacher See), so könnte es sich auch in unseren Falle um eine unter dem Einfluss der Ernährungsweise stehende Umwandlung des Kiemenfilters handeln. »

Auch in den oberitalienischen Seen haben die Coregonen, gemäss den Angaben von R. Monti (109-111) und Thienemann (172), seit ihrer Einführung zahlreiche biologische, morphologische und physiologische Varietäten gebildet, die sich durch die Anpassung an verschiedene Nahrung erklären lassen. In ihrer neuesten Arbeit kommt R. Monti (111) zum Schluss, « dass die italienischen Maränen (Renken) einer einzigen natürlichen Art, dem *Coregonus lavaretus*, angehören, die bei anhaltender Bewahrung ihres echt stenothermen Charakters sich besonders plastisch erweist und fähig ist, ihre äusserliche Gestalt gemäss den in einem physikalisch verschiedenen Milieu angetroffenen Lebensbedingungen abzuändern; sodann ensteht mit der Zeit in jedem See eine lokale Nation. »

Diese Fähigkeit zur Variation bewirkt, dass die Systematik der Coregonen beinahe unlösbare Schwierigkeiten bietet, und dass der im allgemeinen übliche Artbegriff in dieser Fischgruppe kaum zur Anwendung kommen kann.

Ueber die geologische Geschichte der Felchen stimmen die Ansichten der meisten Forscher überein. Die Coregonen gelten allgemein als Glacialrelikte, als Ueberreste der Eiszeitfauna. Für diese Annahme spricht in erster Linie die heutige geographische Verbreitung der Coregonen in zwei durch einen weiten Zwischenraum getrennten Bezirken, einem nordischen und einem am nördlichen Alpenrand gelegenen. Zum ersten gehören Seen an der Nordseeküste, rings um die Ostsee, tiefe, kalte Gewässer in Schottland, Skandinavien, Lappland, Sibirien, Nordamerika, an der

Eismeerküste, zum zweiten viele nordalpine Wasserbecken des Donau-, Rhein- und Rhonesystems (Wagler 181, Scheffelt, 134).

Als zweites Argument für die nordische Herkunft der Coregonen wird ihre Beschränkung auf dauernd tief temperiertes, sauerstoffreiches Wasser angeführt. Die Coregonen sind kaltstenotherme Fische.

Endlich wird auf ihre Gewohnheit verwiesen, sich in der kalten Jahreszeit fortzupflanzen. Die Coregonen sind im allgemeinen Winterlaicher, die ihre Eier bei einer mittleren Wassertemperatur von 4,5 bis 5,5° C. ablegen.

Es wäre anzunehmen, dass die Coregonen durch die nordische Vergletscherung nach Süden gedrängt wurden. Sie bewohnten während der grossen Vereisung ihren Ansprüchen entsprechende Gewässer des mitteleuropäischen eisfreien Gebietes, gehörten also zur eiszeitlichen Mischfauna. Beim Rückzug der Eismassen blieben die Felchen in denjenigen Gewässern erhalten, die ihren Ansprüchen an Umfang und Tiefe, Temperatur und Sauerstoffgehalt entsprachen. So entstanden die getrennten Wohngebiete im Norden und am Nordfuss der Alpen. In den von einander sich loslösenden Seen gingen die so plastischen und anpassungfähigen Fische postglacial die Wege der Variation. Diese endemische Formenbildung gilt ganz besonders für die Wasserbecken des Donau- und Rheingebietes. In Norddeutschland boten zahlreiche Seen nur der kleinen Maräne günstige Existenzbedingungen. Scheffelt (134) betrachtet *Coregonus lavaretus* des Nordens als einzige Ausgangsform für die Coregonen der Alpenrandseen, während Wagler (181) mindestens zwei Formen als nacheiszeitliche Einwanderer in das Alpenrandgebiet ansieht, « eine rein limnetische des *dispersus*-Typus und eine mehr littorale des *balleus*-Typus, die unter dem Einfluss der Isolation in den Alpenseen die heutige Formenfülle erzeugten. »

Aehnlich spricht sich Gams (41) aus. « Die Salmoniden der kalten sauerstoffreichen Seen, *Salmo salvelinus* und *Coregonus*, werden schon in der letzten, wenn nicht in einer früheren Eiszeit unser Gebiet erreicht haben, sodass sie als Glacialrelikte gelten können. »

« Alle vier Felchen des Bodensees sind unter sich und mit den Maränen des Ostseegebietes (*C. lavaretus* L. und *C. maraena* Bl.) so nahe verwandt und haben sich sicher erst nach dem letzten

Eisfreiwerden unserer Seen zu so vielen Lokalrassen umgebildet, dass an ihrer Abstammung von den nordosteuropäischen Wandermaränen gar nicht zu zweifeln ist. »

Im Stromgebiet der Rhone werden nur zwei Seen, der Genfersee und der Lac du Bourget, von den Coregonen bewohnt. Es muss mit Forel (29) hypothetisch angenommen werden, dass diese Fische, zugleich mit dem Saibling, ihren heutigen Wohnort postglacial erreicht haben, solange die Rhoneseen mit dem Rheinsystem durch heute verschwundene Wasserstrassen verbunden waren. Die helminthologischen Stützen der Theorie, dass die mitteleuropäischen Coregonen « Glacialrelikte » seien, sollen im Kapitel über die Herkunft der Parasitenformen der Felchen besprochen werden.

Als vorwiegende Bewohner stehender Gewässer sind die Coregonen *a priori* einer quantitativ zahlreichen und qualitativ mannigfaltigen Parasiteninvasion ausgesetzt. Es wird sich fragen, ob die Verschiedenheit von Aufenthaltsort und Lebensweise, die eigentümlich lokalisierte geographische Verteilung, die Wandelbarkeit der Form der Angehörigen der Gattung *Coregonus* und ihre geologische Geschichte einen Einfluss auf die Entstehung und Zusammensetzung der Schmarotzerbevölkerung ausüben.

III. DIE PARASITEN DER COREGONEN IN DEN EINZELNEN GEOGRAPHISCHEN VERBREITUNGSBEZIRKEN.

1. **Skandinavien.**

Die Coregonen der skandinavischen Halbinsel erweisen sich nach Lundberg (98) und Huitfeldt-Kaas (54-55) als ursprünglich nordische Fische. Besonders *Coregonus lavaretus* (L.) und *C. albula* (L.) zählen zur Gruppe der « Relikte » aus der Zeit der offenen Verbindung zwischen dem Weissen Meer mit der Ostsee. Sie wurden nicht etwa vom Menschen eingeführt und sind nach ihrem zeitlichen und örtlichen Ursprung mit *Salvelinus alpinus* in dieselbe Linie zu stellen.

Die Verbreitung der Coregonen in Skandinavien reicht bis zum hohen Norden. Noch im nördlichsten Lappland, in einem der

tiefsten Seen Schwedens, lebt, nach Ekman (25) *Salvelinus alpinus* zusammen mit *Coregonus lavaretus polcur.*

Das Vorkommen der Coregonen in ihrer ursprünglichen Heimat und unter den ursprünglichen biologischen Bedingungen liess erwarten, dass auch die Parasitenfauna der skandinavischen Felchen in ihrer Zusammensetzung ein ursprüngliches Gepräge trage. Diese Frage soll später in weiterem Zusammenhang besprochen werden.

Die Parasiten der skandinavischen Coregonen.

Ueber die Schmarotzer der Coregonen aus den Seen von Schweden und Norwegen liegen Angaben von Huitfeldt-Kaas (12, 27), besonders aber von Olsson (67, 68, 75, 93) und Nybelin (22) vor. Zusammenfassend ergeben sich daraus die folgenden Listen:

Coregonus lavaretus (L.).

Octobothrium sagittatum F. S. Leuck.
Dactylodiscus borealis Olss.
Dactylogyrus spec.
Crepidostomum farionis (Müll.).
Phyllodistomum conostomum (Olss.).
Cyathocephalus truncatus (Pall.).
Eubothrium salvelini (Schrank).
» *crassum* (Bloch).
Bothriocephalus-Larven.
Triaenophorus nodulosus (Pall.).
Triaenophorus crassus Forel.
Ichthyotaenia longicollis (Zeder).
Echinorhynchus salmonis Müll.
Acanthocephalus lucii (O. F. M.).
Corynosoma strumosum (Rud).
Echinorhynchus gadi Müll.

Coregonus albula (L.).

Phyllodistomum conostomum (Olss.).
Bothriocephalus-Larven.
Triaenophorus crassus Forel.
Ichthyotaenia longicollis (Zeder).
Acanthocephalus lucii (O. F. M.).

Coregonus maraena (Bloch).

Phyllodistomum conostomum (Olss.).
Bothriocephalus-Larven.
Cyathocephalus truncatus (Pall.).
Eubohrium crassum (Bloch).
» *salvelini* (Schrank).
Derogenes varicus Rud.

Coregonus oxyrhynchus (L.).

Phyllodistomum conostomum (Olss.).
Crepidostomum farionis (O. F. M.).
Derogenes varicus Rud.
Hemiurus appendiculatus Rud.
Eubothrium salvelini (Schrank).
» *crassum* (Bloch).

Aus dem Vergleich der Listen ergibt sich die weitgehende Uebereinstimmung der Parasitenfauna der einzelnen Arten skandinavischer Coregonen. Den grössten Parasitenreichtum — 11 Arten — weist *Coregonus lavaretus* auf. Unter ihnen findet sich keine Form, die nicht zugleich anderen Coregonen Skandinaviens eigen wäre.

Auffallend ist in den nordischen Coregonen die grosse Artenzahl der Trematoden. Sie beläuft sich mindestens auf sieben. Davon beschränkt sich *Hemiurus appendiculatus* auf *Coregonus oxyrhynchus*, d.h. einen Fisch, der das Brackwasser und das Meer nicht meidet. *Hemiurus appendiculatus* ist zugleich sehr weit verbreitet in marinen Fischen und in Wanderfischen (Aal, Lachs, Neunauge). Sein Vorkommen in wandernden Coregonen wird somit nicht überraschen.

Erwähnung verdient die Beobachtung Nybelin's (26), dass der Harnblasenparasit *Phyllodistomum conostomum* (Olss.) auch im Oesophag und auf den Kiemen von *Coregonus maraena* (Bloch) leben kann. Es handelt sich in diesen Fällen offenbar um eine sekundäre Auswanderung aus der Blase. Eine ganz gewöhnliche Erscheinung sind, nach Huitfeldt-Kaas (56), in der grossen Maräne vieler norwegischer Seen *Bothriocephalus*-Larven. Sie liegen oft zu Hunderten als kleine runde Cysten an der Aussenfläche des Magens und bedingen durch starke Abmagerung des Trägers charakterisierte Erkrankungen.

Ueber den deutlich erkennbaren, marinen Einschlag in der Parasitenfauna skandinavischer Coregonen soll später in weiterem Zusammenhang gesprochen werden. Derselbe ist besonders durch *Echinorhynchus gadi* O.F.M., *Corynosoma strumosum* (Rud) und *Derogenes varicus* Rud. ausgedrückt und erhält seine stärkste und regelmässigste Vertretung bei dem wandernden *Coregonus oxyrhynchus* und bei *Coregonus lavaretus*.

Manche wertvolle Literaturnachweise über die Parasiten der skandinavischen Coregonen verdanke ich der Güte der Herren G. Alm in Stockholm und O. Nybelin in Göteborg.

2. **Finnland.**

Eine besondere Beachtung verdienen die parasitologischen Verhältnisse der Coregonen Finnlands. Die Zahl ihrer Formen und Varietäten ist eine sehr beträchtliche. Sie leben zudem von Ort zu Ort unter sehr verschiedenartigen Lebensbedingungen. Ihr Wohnraum ist ein doppelter, das brackische Wasser des finnischen und bottnischen Busens der Ostsee und das Süsswasser der zahlreichen, zum Teil sehr grossen Seen. Manche gedeihen in beiden Medien, oder wandern in regelmässigem Zug zwischen den Meerbuchten und dem Süsswasser hin und her *(Coregonus oxyrhynchus)*.

Auf die reiche Gliederung der Coregonen in Finnland hat Järvi (59, 60) hingewiesen. Die grösste Rolle in den finnischen Gewässern spielen *Coregonus lavaretus* und *Coregonus albula*. Beide sind nach Nordquist (116) direkte Relikte aus der Yoldiasee, die auch im Weissen Meer beheimatet sind, und beide leben sowohl im Süsswasser als im Brackwasser der Südküste des Landes.

Im Ladogasee findet Thienemann (171) zwei morphologisch zu unterscheidende Coregonentypen. Der eine zählt zur *fera-holsatus*-Gruppe *(Coregonus fera widegreni)*, der andere zur *lavaretus*-Gruppe. Aber auch die *wartmanni-generosus*-Gruppe besitzt in den grossen Becken ihre Vertretung.

Dem verschiedenen Wohnort entsprechen Verschiedenheiten in der Nahrung. Schneider (138, 139) berichtet, dass die Nahrungstiere von *Coregonus albula* und *C. lavaretus* im Brackwasser des finnischen Busens und im benachbarten Süsswasser andere seien. Im Brackwasser ernährt sich *C. albula* hauptsächlich von *Bosmina maritima*, in den Süsswasserseen von *B. brevirostris* und gelegentlich

von Mückenlarven. *Coregonus lavaretus* frisst in der Ostsee Mollusken. Im ausgesüssten Wasser ist die Nahrung des Fisches mannigfaltiger: sie besteht aus Entomostraken und Mollusken, besonders Pisidien, Würmern und Fischrogen.

Damit decken sich die Beobachtungen von K. M. LEVANDER (76) an Coregonen aus dem brackischen Wasser. Die Fische enthielten verschiedene Mollusken *(Tellina baltica, Mytilus edulis)* und grundbewohnende Crustaceen *(Pontoporeia affinis, Gammarus locusta, Asellus aquaticus)*. Ueber die Ernährung der Fische im nördlichen finnischen Teil des Ladogasees und die Beziehungen der Nahrung zur Zusammensetzung der Parasitenfauna orientiert eine ausführliche Abhandlung von *Jääskelainen*. Nach diesem Autor frisst *Coregonus fera widegreni* vor allem Crustaceen, verschmäht aber auch nicht Mollusken *(Limnaea ovata)*, *Chironomus*-Larven, Fischlaich und sogar Fische. Die kleine Maräne *(C. albula)* dagegen nährt sich im Ladogasee vor allem von Planktonkrebsen *(Limnocalanus macrurus* und *Bythotrephes cederströmi)*. Eine wichtige Rolle als Fischnahrung spielen im Ladogasee die relikten Crustaceen. Zehn Fischarten sind auf sie in erster Linie angewiesen. *Coregonus fera* z.B. ernährt sich fast ausschliesslich von *Pallasea quadrispinosa.*

Es wird sich die Frage stellen lassen, in wie weit den systematischen Unterschieden der finnischen Coregonen und der Verschiedenheit ihrer Wohnung und Nahrung eine parasitologische Differenz entspricht.

Im ganzen ist die Fauna der Coregonenparasiten in Finnland weder an Arten noch an Individuen eine überreiche. JÄÄSKELAINEN (216) fand im Ladogasee von *Coregonus fera* 19%, von *C. widegreni* 0% und von *C. albula* 46% parasitenfrei. Die erste Form beherbergte 6 Schmarotzerarten, die zweite 4 und die letzte 3. Auch *Schneider* (141, 144) weist auf die verhältnismässig grosse Zahl parasitenfreier Fische und auf die kleine Zahl von Parasitenspecies hin. Von 300 untersuchten Fischen waren nur 100 infiziert.

Die Besetzung mit Darmcestoden ist für die Coregonen Finnlands die gewöhnliche. Besonders regelmässig und oft in sehr grosser Zahl treten die Fischtaenien *Ichthyotaenia longicollis* (Rud.) und *Ichth. percae* (O. F. M.) auf. Beide meiden weder die Seen noch die Buchten der Ostsee. *Ichth. longicollis* lebt sowohl im Darm als in Lebercysten ihrer Wirte. *Eubothrium crassum* (Bloch) befällt *Coregonus albula* und *C. oxyrhynchus*, *Cyathocephalus truncatus* (Pall.)

die grosse und die kleine Maräne und *Coregonus widegreni*. Endlich lebt auch gelegentlich *Triaenophorus nodulosus* Rud. als geschlechtsreifer Wurm im Darm verschiedener finnischer Coregonen.

Da die Coregonen auch in Finnland gesuchte Nahrungsfische sind, kann es nicht überraschen, dass sie die Rolle von Zwischenträgern für verschiedene Bandwürmer spielen. Sie beherbergen z.T. nicht näher bestimmte Bothriocephalenlarven. Besonders häufig scheint in ihnen das Plerocercoid von *Diphyllobothrium latum* (L.) zu leben. Der reife Wurm geniesst in der finnischen Bevölkerung weiteste Verbreitung. Als seine Zwischenträger haben neben zahlreichen anderen Fischen des Süsswassers und des Brackwassers auch die grosse und die kleine Maräne zu gelten. Oft ist die Infektion eine ungemein starke. Die Larven liegen in beträchtlicher Zahl eingekapselt an der Aussenfläche der Magenwand ihrer Wirte.

Auch die Jugendstadien von *Triaenophorus crassus* Forel und *T. nodulosus* Rud. leben frei oder eingekapselt in der Muskulatur der finnischen Coregonen (s. Ehrström 24; Järvi 60; Levander 75; Odenwall 120 und Schneider 140).

Von Trematoden ist für *Coregonus oxyrhynchus* in Finnland nur der Salmonidenparasit *Discocotyle sagittatus* F. S. L. verzeichnet. Ein besonders bezeichnender Zug für die Parasitenfauna der finnischen Coregonen ist ihr Reichtum an Arten und an Individuen von Acanthocephalen. Dadurch unterscheidet sich der Schmarotzerbestand recht scharf von demjenigen der alpinen Felchen.

Echinorhynchus salmonis Müll. herrscht vor. Er bewohnt die grosse und die kleine Maräne im Süsswasser und im Brackwasser der Ostsee und kommt auch in *Coregonus fera* var. *widegreni* des Ladogasees vor. Oft finden sich Hunderte von Exemplaren in die Darmschleimhaut des Wirtes eingesenkt. Der Parasit ist übrigens in den verschiedensten Fischen des süssen und salzigen Wassers, besonders in Salmoniden, weit verbreitet (Lühe 97; Forsell 31; Schneider 140) In *Coregonus lavaretus* fand Levander (76), ausser grossen Mengen von *Echinorhynchus salmonis*, *Acanthocephalus lucii* (O F. M.), *Ac. anguillae* (O. F. M.) und *Echinorhynchus gadi* O. F. M.

Coregonus fera Jur. beherbergt in Finnland ebenfalls *Echinorhynchus salmonis* Müll., *Ech. clavula* Duj., sowie die Larven von *Corynosoma strumosum* (Rud.) und *Coryn. semermis* Forsell.

In deutlichem Gegensatz zu der Parasitenfauna der Felchen der

Alpenseen stellt sich diejenige der Coregonen der finnischen Gewässer durch das häufige Auftreten verschiedener Nematoden. *Ancyracanthus impar* Schn., der in der Schwimmblase von *Osmerus eperlanus* gemein ist, bewohnt auch häufig die Coregonen. Schneider (142) fand in einer einzigen Blase von *Coregonus lavaretus* aus dem Onegasee 267 Exemplare des Wurmes. Aehnliches gilt für andere Coregonenformen der finnischen Gewässer. Auch die verwandte Art *Ancyracanthus cystidicola* Rud. tritt in den finnischen Coregonen nicht selten auf. Dazu fügen sich gelegentlich *Cucullanus elegans* Zeder und selten *Dacnitis sphaerocephala* Duj.

Es bleibt noch übrig, auf die sehr weite Verbreitung von *Henneguya zschokkei* Gurley hinzuweisen. Die Myxosporidie schmarotzt in allen Coregoniden Finnlands; besonders häufig scheint sie in der Umgebung von Helsingfors zu sein. Auch in *Salmo alpinus* kommt der Schädling als Krankheitserreger vor (Levander und Palmén 77; Schneider 140). Erwähnung verdient die Beobachtung, dass der parasitische Copepode *Basanistes coregoni*, der bei alpinen Felchen häufig ist, auch auf den Kiemenfiltern der Coregonen des Ladogasees lebt (Thienemann 171).

Eine kleine Statistik mag über die Verteilung der Parasiten von finnischen Coregonen in den beiden Medien, Süsswasser der Seen (besonders Ladoga und Onega) und Brackwasser der Ostsee, orientieren. Sie besitzt allerdings nur annähernde Gültigkeit: weitere Forschungen werden die Zahlen sicher verschieben. Für den augenblicklichen Stand der Kenntnisse indessen entwerfen die Angaben ein genügendes Bild.

Von 21 finnischen Coregonenschmarotzern kommen vier nur im Meer, zwölf ausschliesslich im Süsswasser und fünf in beiden Gewässerarten vor.

Nur im Meer gefunden wurden: *Discocotyle sagittatum* F. S. L. und die drei Acanthocephalen *Acanthocephalus anguillae* (O. F. M.), *Ac. lucii* (O. F. M.) und *Echinorhynchus gadi* (O. F. M.).

Dem Süsswasser gehören u.a.an: *Cyathocephalus truncatus* (Pall.), die zwei *Triaenophorus*-Arten, die Larven von *Diphyllobothrium latum*, einige Species von Acanthocephalen, *Cucullanus elegans* Zeder und der parasitische Copepode *Basanistes coregoni* Neresh.

In beiden Medien leben: *Eubothrium crassum* (Bloch), *Ichthyotaenia percae* (O. F. M.), *Ancyracanthus impar* Schn., *Echinorhynchus salmonis* (O. F. M.) und *Henneguya zschokkei* Gurley.

Alles zeigt, dass eine scharfe Grenze zwischen marinen und fluviatilen Fischen und Parasiten am Rand der Ostsee nicht gezogen werden kann. Im schwach salzigen Wasser des finnischen Busens leben nebeneinander der Seebewohner *Coregonus lavaretus* und marine Formen, wie Häring, Flunder, Steinbutt, Stockfisch (Schneider 141, 144). Wie die Fische des Meeres und der Seen sich mischen, so auch ihre Schmarotzer. Darauf haben schon frühere Autoren hingewiesen. Jääskelainen (216) betont in seiner Abhandlung über die Fische im Ladogasee, dass die Helminthenfauna der Brackwasserfische im finnischen Busen zu einem Viertel aus dem Meer, zu drei Vierteln aus dem Süsswasser stamme. Sie stimmt mit wenigen Abweichungen an Arten- und Individuenzlah mit derjenigen der Süsswasserfische aus dem Ladogasee überein. Das entspricht der in beiden Medien gleichartigen Nahrung.

So gewinnt z.B. *Echinorhynchus salmonis* (O. F. M.) dessen Zwischenwirte Gammariden und vielleicht *Pontoporeia affinis* sind, eine ungemein weite faunistische Verbreitung in den finnischen Gewässern. Der Acanthocephale lebt, nach Schneider (140), zugleich in zahlreichen Meer- und Süsswasserfischen. Er befällt viele Karpfenarten, kommt aber auch regelmässig in Pleuronectiden, oft in *Gadus morrhua* und *Zoarces viviparus* vor.

Auch Heitz (47) fiel es auf, dass in der Ostsee viele Parasiten zuhause sind, die anderswo ganz oder fast ganz dem Süsswasser angehören. Besonders die Wanderfische Lachs, Schnäpel und Stint sind mit ihnen besetzt. Sie fressen auf ihren Wanderungen sowohl im Süsswasser als im Meer und beziehen damit Parasiten aus beiden Medien.

Die Vermischung mariner und fluviatiler Parasiten in den finnischen Coregonen wird nicht nur dadurch verursacht, dass die Hauptwirte in denselben Gewässern nebeneinander leben. Auch die Zwischenwirte, besonders Crustaceen und Mollusken, verbreiten sich vielfach über süsses und brackisches Wasser. Andere Schmarotzer scheinen allerdings durch ihren Zwischenträger an das eine oder andere Medium gebunden zu sein. So wurden *Cyathocephalus truncatus* (Pall.), *Triaenophorus nodulosus* Rud. und *Cucullanus elegans* Zeder bis jetzt nur in Coregonen von Süsswasserseen gefunden. Ihre Zwischenwirte sind *Gammarus*, Süsswasserfische und für den letztgenannten Nematoden *Cyclops quadricornis* und *Asellus aquaticus*, also typische Elemente der Süsswasserfauna.

Umgekehrt kommt *Echinorhynchus salmonis* in beiden Gewässerarten vor, wie sein Zwischenwirt, der relikte Krebs *Pontoporeia affinis*, und *Eubothrium crassum*, das in der Auswahl seiner Larvenwirte wenig wählerisch zu sein scheint, verbreitet sich ebenfalls über die in der Ostsee und die in den Seen lebenden Coregonen. Leider lassen sich weitere in dieser Richtung liegende Angaben nicht machen, da die Kenntnisse über die Entwicklungsgänge der Fischparasiten zu beschränkt sind.

Immerhin scheint sich zu ergeben, dass zwischen den Parasiten der Coregonen in der Ostsee und in den finnischen Süsswasserbecken eine wenn auch stark verwischte Grenze liegt, und dass dieselbe durch die Verschiedenheit der Ernährung verursacht wird. Das Studium der Darmschmarotzer enthüllt auch hier die Lebensweise der Parasitenträger, ihren Wohnort und die Art ihrer Nahrung.

Vereinzelte Beobachtungen zeigen, dass die hochnordischen und sibirischen Coregonen dieselben Parasiten beherbergen wie die europäischen Gattungsgenossen. In *Coregonus lavaretus* aus dem Weissen Meer lebt *Ichthyotaenia longicollis* (Rud.); *Coregonus miksum* Pall. aus dem Jenissei beherbergt *Ancyracanthus cystidicola;* im Obifluss bewohnt *Pomphorhynchus laevis Coregonus muksum* Pall. und *Distomum megacotyle* den Coregoniden *Stenodus nelma* var. *leucichthys* (von Linstow 82, 83).

3. **Norddeutschland (Polen, Russland, Sibirien).**

Die Systematik, Faunistik und Biologie der Coregonen Norddeutschlands hat besonders Thienemann in einer Reihe von Veröffentlichungen besprochen (167, 168, 173, 174). Er weist nachdrücklich auf die grosse Formenfülle dieser Fische hin. Für die Zwecke einer parasitologischen Uebersicht fallen vor allem folgende Arten und Varietäten in Betracht:

1. *Coregonus albula* (L.) — die kleine Maräne: der Fisch hält das Randgebiet der Ostsee besetzt und ist damit ein weitverbreiteter Bewohner der norddeutschen Seen. Er erreicht seine südliche Grenze in Niederschlesien, bewohnt aber auch die Buchten der Ostsee, die finnischen und schwedischen Schären und tiefe Seen von Polen, Nordrussland und Skandinavien. In Russland verbreitet sich *C. albula* nach Zograf (201) über den Nord-

westen und das Zentrum bis in die Nähe von Moskau. Er charakterisiert als Kaltwasserfisch das einst unter dem Einfluss der Vergletscherung gestandene Gebiet. Ausserhalb der Laichzeit ist *C. albula* Tiefenbewohner. Seine Nahrung besteht aus Plankton, gelegentlich aber auch aus Würmern und Mollusken.

2. *Coregonus lavaretus* (L.) — die grosse Maräne: sie kommt in einigen unfangreichen Seen des norddeutschen Flachlandes vor (Selentersee in Holstein, Schalsee in Lauenburg, Madüsee in Pommern.). In Skandinavien und in Polen ist die Verbreitung des Fisches in verschiedenen Formen eine weite. Er verlässt die Seetiefen zur Laichzeit. Die grosse Maräne erweist sich als sehr anpassungsfähig an verschiedene Nahrung (Plankton, Bodenfauna, Fische und vielleicht auch Pflanzen).

3. *Coregonus lavaretus* (L.) var. *oxyrhynchus* (L.) — der Schnäpel: in der Nordsee und in der westlichen Ostsee, wandert zur Eiablage weit in die Ströme (Rhein, Weser, Elbe).

4. *Coregonus lavaretus* (L.) forma *baltica* Thienemann — der Schleischnäpel: Vorkommen auf den Schlei beschränkt.

5. *Coregonus lavaretus* (L.) forma *generosus* Peters. — Edelmaräne: in Dänemark und in Seen des Warthegebietes, einige norddeutsche Seen. Frisst Tiefenplankton.

Ueber die Parasitenfauna der norddeutschen Coregonen mögen zunächst Listen Auskunft geben. Sie sind vor allem nach den Arbeiten von Braun (18), Lehmann (74), v. Linstow (81), Lühe (94), Kulmatycki (67), Mühling (112, 113), Nybelin (118), Voigt (179), Wegener (191) und Zacharias (197, 198) zusammengestellt. Darnach beherbergt:

Coregonus albula (L.).

Tylodelphis clavata Dies.
Monostomum maraenulae Rud.
Ligula intestinalis (L.).
Triaenophorus crassus Forel (Larve).
Diphyllobothrium spec. Larve am Darm.
Ichthyotaenia longicollis (Rud.).
Echinorhynchus salmonis (Müll.).
Acanthocephalus lucii (Müll.).
Ancyracanthus impar Schneider.
Ascaris albulae Rud. Magen und eingekapselt an Kiemen.

Henneguya zschokkei Gurley.
Ergasilus sieboldi Nordm.
» *surbecki* Baumann.

Von diesen Arten haben *Monostomum maraenulae* und *Ascaris albulae* als sehr unsicher zu gelten. Etwas reicher gestaltet sich die Parasitenliste von

Coregonus lavaretus (L.).

Dactylogyrus spec. Olss.
Triaenophorus nodulosus Rud. Larve.
Tetraonchus borealis (Olss.).
Triaenophorus crassus Forel. Larve.
Diphyllobothrium spec. Larve.
Eubothrium crassum (Bloch).
Ichthyotaenia longicollis (Zeder).
» *fallax* (La Rue).
» *percae* (O. F. M.).
» *cyclops* v. Linstow.
Echinorhynchus salmonis (Müll.).
Acanthocephalus lucii (Müll.).
» *anguillae* (Müll.).
Pomphorhynchus laevis (Westr.).
Ancyracanthus impar Schneider.
Henneguya zschokkei Gurley.
» *kolesnikowi* Gurley.
Myxobolus sphaeralis Gurley.
Ergasilus sieboldi Nordm.

Dazu kommen noch eingekapselte Distomen, die ZACHARIAS (197) am Herzbeutel einer Madümaräne fand.

Für den Schnäpel kennt man folgende Schmarotzer:

Coregonus lavaretus (L.) var. *oxyrhynchus* (L.).

Eubothrium crassum (Bloch).
» *salvelini* (Schrank).
Cryptobothrium longicolle van Bened.
Discocotyle sagittatum (F. S. Leuck.).
Derogenes varicus (O. F. M.).
Hemiurus appendiculatus Rud.
Crepidostomum farionis (O. F. M.).
Ascaris obtusocaudata Rud.
Cucullanus elegans Zed.
Ancyracanthus cystidicola Rud.
Acanthocephalus lucii (Müll.).

Diese aus der Literatur zusammengetragenen Parasitenlisten erhalten ihre Bestätigung durch eigene an norddeutschen Coregonen ausgeführte helminthologische Untersuchungen. Das Material dazu verdanke ich der Freundlichkeit von A. Thienemann.

Es handelt sich um den Darminhalt von 12 Exemplaren des Schleischnäpels (*C. lavaretus* (L.) f. *baltica* Thienem.), einem Exemplar von *C. lavaretus* (L.) v. *oxyrhynchus* (L.) sowie 8 Stücken der Edelmaräne (*C. generosus* Peters.) aus dem Gorzyner See. Ferner wurden auf Parasiten untersucht je einige (2-5) Exemplare der Maräne aus dem Selentersee, dem Schaalsee und den Pulssee.

Das Resultat war einförmig. Ueberall herrschte *Ichthyotaenia percae* (O. F. M.) vor. Sie besiedelte, und zwar in sehr grossen Mengen, elf Exemplare des Schleischnäpels, sowie alle untersuchten Maränen. Dazu kommen für den Schnäpel dreimal *Acanthocephalus lucii* (Müll.), und zwar ebenfalls in beträchtlicher Zahl, und zweimal *Eubothrium salvelini* (Schrank). In einzelnen Fällen war *Ichthyotaenia percae* mit *Acanthocephalus lucii* in demselben Fischdarm vergesellschaftet.

Dass die Infektion der norddeutschen Coregonen, besonders des Schleischnäpels, mit Ichthyotaenien eine sehr starke ist und nicht selten zu eigentlichen Epidemien führen kann, fiel auch Thienemann (174) auf. Aehnliches wurde im Warthegebiet und in dänischen Seen beobachtet. Erwähnung verdient die Beobachtung, dass im Schleischnäpel *Ichthyotaenia percae* (O. F. M.) schon im Dezember und Februar die Reife erreicht, während sonst die Eibildung bei diesem Wurm erst im Frühjahr und Vorsommer stattfindet.

Die Parasitenlisten von *Coregonus albula* (L.) und *C. lavaretus* (L.) zeigen in ihrer Zusammensetzung die grösste Aehnlichkeit. Von der kleinen Maräne sind 13 Schmarotzer bekannt, von der grossen 19. Acht Arten parasitieren auf oder in beiden Arten. In beiden Fällen bilden Salmonidenparasiten die Grundmasse der Schmarotzerfauna. Daneben treten weitverbreitete Parasiten anderer Süsswasserfische auf. Für *Coregonus lavaretus* ist auffallend der grosse Reichtum an Arten von Ichthyotaenien und von Myxosporidien.

Eine kurze Erwähnung verdient die starke Infektion von *Coregonus albula* durch die parasitischen Krebse *Ergasilus sieboldi* und *E. surbecki*. Nach Lehmann (74) stieg die Zahl der Schma-

rotzer auf einem Fisch bis auf 296 Stück. Aehnliche Funde verzeichnet Wegener (191) für *C. albula* aus dem Frischen und Kurischen Haff und aus Masuren. Auch *Henneguya zschokkei* tritt in *C. albula* etwa epidemisch auf, so nach Voigt (179) und Zacharias (198) im Plöner See. Einen vereinzelten Fund stellt *Ichthyotaenia cyclops* v. Linstow in einer Maräne aus dem Schaalsee dar. Die Species bedarf näherer Festlegung.

Ein wesentlich anderes Gepräge als die Parasitenfauna der grossen und der kleinen Maräne trägt diejenige des nahe verwandten Schnäpels, *Coregonus lavaretus*, v. *oxyrhynchus*. Die Unterschiede scheinen eine biologische Erklärung zu finden.

Man kennt von diesem Wanderfisch 11 Parasitenarten. Darunter figurieren allerdings die gewöhnlichen Schmarotzer der Salmoniden und besonders der Coregonen, wie *Eubothrium crassum*, *E. salvelini*, *Discocotyle sagittatum*, *Ascaris obtusocaudata*, *Ancyracanthus cystidicola* und *Acanthocephalus lucii*. Zu diesem allgemeinen Grundstock gesellen sich im Schnäpel noch zwei Elemente, die in den norddeutschen Maränen sonst fehlen.

Einmal Schmarotzer, die ausschliesslich oder beinahe ausschliesslich in Meerfischen vorkommen. Ich denke an *Cryptobothrium longicolle* van Bened., das sich eng an marine Parasitenformen anschliesst, ferner an die Distomeen, *Derogenes varicus* (O. F. M.) und *Hemiurus appendiculatus* Rud. Stafford (148) bezeichnet das erstere als den gemeinsten aller entoparasitischen Fischtrematoden. Er bewohnt zahlreichste Meerfische, daneben einige Wanderfische wie Lachs, Aal, Stint und Stör und mehrere Salmoniden. Dasselbe gilt für das Vorkommen von *Hemiurus appendiculatus* Rud.

Auf der anderen Seite stellen sich im Schnäpel Schmarotzer des Süsswassers ein, die sonst in Coregonen fehlen oder sehr selten sind. Es sei auf *Cucullanus elegans* Zeder verwiesen. Der Wurm ist gemein bei einer grossen Zahl systematisch sehr verschiedenartiger Süsswasserfische; er schmarotzt auch im Wanderfisch (Lachs, Meerforelle und Aal), während nur ein zweifelhafter Fund aus einem Meerfisch *(Labrax lupus)* gemeldet wird. Seine Zwischenträger sind Süsswassertiere, *Asellus aquaticus* und *Cyclops quadricornis*.

Die Parasitenfauna von *Coregonus lavaretus* v. *oxyrhynchus* besteht somit aus einer Anzahl weitverbreiteter Salmoniden-

speziell Coregonidenschmarotzer, aus Formen, die vorwiegend in Meerfischen vorkommen und aus reinen Insassen von Flussfischen. Es liegt nahe, dieses auffallende Verhältnis durch den Wohnort und die Lebensweise des Schnäpels zu erklären. Der Fisch steigt zur Laichzeit hoch in den Mittellauf der Ströme empor (im Rhein bis Köln, in der Weser bis Münden, in der Elbe bis Magdeburg) und kehrt in der Zwischenzeit in das Meer zurück. Er frisst in beiden Medien und findet Gelegenheit Parasiten aus dem süssen und salzigen Wasser aufzunehmen. So erhält seine Parasitenfauna den Charakter einer Mischfauna.

In der grossen und kleinen Maräne dagegen leben nur die weitverbreiteten Schmarotzer aller Salmoniden und einige aus anderen Süsswasserfischen übernommene Zufallsgäste. Erwähnung verdient auch die negative Tatsache, dass im Schnäpel die Ichthyotaenien, die sonst in Coregonen an Zahl von Arten und Individuen eine grosse Rolle spielen, nur in geringem Masse zu Hause sind. Im Schleischnäpel allerdings ist *Ichthyotaenia percae* ein regelmässiger und häufiger Gast.

Myxosporidien und parasitische Copepoden, die gewöhnlichen Parasiten der Coregonen, wurden im Schnäpel bis jetzt nicht gefunden. Weitere Beobachtungen werden vielleicht diesen negativen Befund verändern.

4. **Die Parasiten der Coregonen in den Seen am nördlichen Alpenrand.**

Von den grossen Seen am Nordfuss der Alpen sind vier eingehender auf die Fischparasiten untersucht worden, nämlich der Bodensee, der Vierwaldstättersee, der Neuenburgersee und der Genfersee. Die für die Coregonen der vier genannten Becken gewonnenen parasitologischen Ergebnisse sollen in kurzer Zusammenfassung dargestellt werden.

Der Bodensee.

Die Schmarotzer der Fische des Bodensees sind in besonders sorgfältiger Weise von Zandt (199, 200) bearbeitet worden. Dazu kommen an reichem Material gewonnene statistische Angaben von Surbeck (158, 160-164) und eigene Beobachtungen, zu

denen mir ZANDT in sehr verdankenswerter Weise das Material lieferte.

Abgesehen von den künstlich eingesetzten Formen leben im Bodensee vier autochthone *Coregonus*-Arten:

1. *C. wartmanni Bloch var. coerulea Fat.*, das Blaufelchen.
2. *C. macrophthalmus* Nüssl., der Gangfisch.
3. *C. fera* Jurine (= *C. schinzii helveticus* Fat.), Sandfelchen.
4. *C. acronius* Rapp (= *C. hiemalis*), Kilch.

Ausserdem wurde von 1912 bis 1925 wiederholt die grosse Maräne aus Norddeutschland in das Gewässer eingesetzt.

Nach Wohnort und Ernährung zeigen die vier Arten einige Verschiedenheiten.

Das Blaufelchen sucht, nach WAGLER (180, 181), gerne die tieferen Seeteile auf, ohne indessen ein eigentlicher Tiefenfisch zu sein. Seine Nahrung besteht im Sommer beinahe ausschliesslich aus Plankton-Cladoceren, besonders *Bythotrephes longimanus*. Copepoden werden gemieden. Dazu kommt Gelegenheitsnahrung verschiedenster Art (Würmer, Mollusken, Insekten). Zu gewissen Zeiten wird das Blaufelchen im Bodensee zum Raubfisch, der junge Barsche fängt.

C. macrophthalmus Nüssl., der im fliessenden Rhein, zwischen Ober-und Untersee, laicht, scheint fast ganz auf Plankton angewiesen zu sein, während *C. fera* Jurine und *C. acronius* Rapp auch Boden-und Grundtiere verzehren. Der letztere Fisch ist ein Tiefenbewohner des Bodensees, bayerischer Wasserbecken und auch des Genfersees (= *C. hiemalis*).

Ueber den Parasitenbesatz der Felchen im Bodensee hat SURBECK, gestützt auf ein umfangreiches Material, wiederholt Mitteilung gemacht. Für den Gangfisch des Obersees (*C. macrophthalmus* Nüsslin) wies er 1925 unter 213 Exemplaren 152 Parasitenträger nach. Vorherrschend waren *Eubothrium* (in 64 Fällen), Cysten auf den Kiemen, die nicht Microsporidien zugeschrieben werden müssen (81 Fälle), und ectoparasitische Copepoden (77 Fälle). Etwas abweichend waren die Untersuchungsresultate im Jahre 1928.

Von 250 nach Parasiten durchsuchten Gangfischen trugen 21 auf den Kiemen Copepoden (*Basanistes* u.s.w.) und 74 Cysten; Darmcestoden traten nur einmal auf. Der Mageninhalt war 1928 an Menge und Mannigfaltigkeit viel unbedeutender als 1925. Damit mag sich zum Teil die Differenz der Parasitenbewölkerung erklären.

Zandt (199, 200) betont die weitgehende Uebereinstimmung der Befunde seiner parasitologischen Untersuchungen an Gangfischen des Konstanzer Fischwassers mit den von Surbeck (160-164) gewonnenen Resultaten.

Wieder etwas anders gestaltete sich das parasitologische Resultat an 424 während der Laichzeit 1929 gefangenen Gangfischen des Untersees. Hier dominierten im Fischdarm die Ichthyotaenien und ihre Jugendformen. *Eubothrium crassum* fand sich 16 Mal. Ausserdem konnten in sechs Fällen Acanthocephalen, einmal *Distomum* und in 35 Fällen Cysten in den Kiemen festgestellt werden, die wahrscheinlich Microsporidien angehören.

Auffallend, doch für die Plankton fressenden Coregonen durchaus bezeichnend, war die häufige und starke Infektion mit Fischtaenien, « Speziell fand eine förmliche Ueberschwemmung mit Plerocercoiden und späteren Jugendstadien statt », sagt Surbeck (164). Viel seltener sind dagegen die Gangfische des Untersees mit parasitischen Copepoden behaftet als ihre Artgenossen im Obersee. Dasselbe gilt für die Kiemencysten.

Auch über die Parasitenbesetzung des Blaufelchens und des Sandfelchens im Bodensee (*C. wartmanni* Bloch und *C. schinzii helveticus* Fat. = *C. fera* Jurine) liegen Beobachtungen von Surbeck (158, 160-164) vor.

Von 20 Blaufelchen wurden besonders die Kiemen untersucht. Sie trugen in neun Fällen parasitische Copepoden in kleinerer und grösserer Zahl. Darmparasiten fanden sich kaum. Das mag sich dadurch erklären, dass *C. wartmanni* « während der eigentlichen Laichperiode die Nahrungsaufnahme so gut wie völlig einstellt ». Auch die Sandfelchen erwiesen sich als parasitenarm. In 54 Exemplaren lebten einmal Nematoden und dreimal Cestoden.

Surbecks Beobachtungen wurden durch eigene Untersuchungen bestätigt und ergänzt.

Nach Parasiten durchsucht wurden 35 Exemplare von *Coregonus wartmanni* (Blaufelchen), 16 Gangfische *(C. macrophthalmus)*, 17 Kilche *(C. acronius)* und 11 Sandfelchen *(C. schinzii helveticus)*.

Die Blaufelchen waren zum grössten Teil Parasitenträger. Die meisten beherbergten *Ichthyotaenia percae* (O. F. M.) in grösserer oder kleiner Zahl. Einmal trat *Ichthyotaenia longicollis* (Rud.) auf. *Basanistes coregoni* Neresh. war häufig auf den Kiemen, und an derselben Stelle erschienen hin und wieder die hirsekorn-

grossen Cysten von *Myxobolus sphaeralis* Thel. Sehr parasitenarm war der Darm der 16 untersuchten Gangfische. Nur die Kiemen trugen hin und wieder Cysten. Auch die Sandfelchen (11 Exemplare) wiesen nur eine spärliche Schmarotzerfauna von *Ichthyotaenia longicollis* und Kiemensporozoen auf. Dagegen scheint für den Grund-und Tiefenbewohner Kilch der Cestode *Cyathocephalus truncatus* (Pall.) geradezu typisch zu sein. Der Wurm benützt als Zwischenträger den gewöhnlichen Flohkrebs (*Gammarus pulex*). Neben ihm fehlt im Darm des Kilchs auch die weitverbreitete Felchentaenie, *Ichthyotaenia percae* (O. F. M.) nicht. Im Magen der 17 untersuchten Exemplare von *Coregonus acronius* liessen sich nicht selten Reste von Insekten, Hydracarinen, Tardigraden, freilebenden Nematoden und *Polycelis nigra* Ehbg. erkennen.

Nach den bis jetzt genannten Untersuchungen müsste die Parasitenfauna der Bodenseefelchen als qualitativ äusserst arm und monoton erscheinen. Das Bild verändert sich, wenn die eingehenden und sorgfältigen Untersuchungen von Zandt an den Schmarotzern der Bodenseefische berücksichtigt werden (199, 200). Der genannte Autor zog in seinen Arbeitskreis, ausser den vier autochthonen Felchenarten, auch die in den Bodensee künstlich aus Norddeutschland eingeführte grosse Maräne.

Aus allen Beobachtungen und Mitteilungen ergeben sich für die Coregonen des Bodensee folgende Parasitenlisten:

1. *Coregonus wartmanni caeruleus* Fat. (Blaufelchen).

Discocotyle sagittatum F. S. Leuck.
» *hirundinaceum* Dies.
Diplostomum volvens v. Nordm.
Triaenophorus nodulosus Rud. (Larve und geschlechtsreif).
Eubothrium crassum (Bloch).
» *salvelini* (Schrank).
Ichthyotaenia longicollis Rud.
» *percae* (O. F. M.).
Ligula intestinalis (L.).
Ascaris obtusocaudata Rud.
Pomphorhynchus laevis (West.).
Myxobolus spec.
Henneguya zschokkei Gurley.
Ergasilus sieboldi v. Nordm.
Achtheres coregoni Baum.
Basanistes coregoni Neresh.

2. *Coregonus macrophthalmus* Nüssl. (Gangfisch).

Discocotyle sagittatum F. S. Leuck.
Diplostomum volvens v. Nordm.
Tylodelphis clavata v. Nordm.
Ichthyotaenia longicollis Rud.
Pomphorhynchus laevis (West.).
Myxobolus mülleri Btli.
» *piriformis* (Thél.).
» *spec.* (?).
Henneguya zschokkei Gurley.
Ergasilus sieboldi v. Nordm.
Achtheres coregoni Baum.
Basanistes coregoni Neresh.
Piscicola geometra Bl.

3. *Coregonus fera* Jur. (Sandfelchen).

Discocotyle sagittatum F. S. Leuck.
Diplozoon paradoxum v. Nordm.
Diplostomum volvens v. Nordm.
» *spec.*
Tylodelphis clavata v. Nordm.
Cyathocephalus truncatus (Pall.).
Ichthyotaenia longicollis Rud.
» *percae* (O. F. M.).
Ergasilus sieboldi v. Nordm.
Achtheres coregoni Baum.
Myxobolus exiguus Thél.
» *spec.* (?).
Henneguya zschokkei Gurley.

4. *Coregonus acronius Rapp.* (Kilch).

Discocotyle sagittatum F. S. Leuck.
Diplostomum volvens v. Nordm.
Tylodelphis clavata v. Nordm.
Cyathocephalus truncatus (Pall.).
Ichthyotaenia longicollis Rud.
Myxobolus exiguus Thél.
Basanistes coregoni Neresh.

5. *Coregonus maraena Bloch* (Grosse Maräne).

Discocotyle sagittatum F. S. Leuck.
Tylodelphis clavata v. Nordm.

Ichthyotaenia longicollis Rud.
Myxobolus exiguus Thél.
» *sphaeralis* Thél.
Ergasilus sieboldi v. Nordm.

Die parasitologische Untersuchung der Felchen des Bodensees liefert einen guten Beleg für die Erfahrungstatsache, dass nahe verwandte Fische in demselben See eine nahezu identische Schmarotzerfauna beherbergen. Von 22 genügend bestimmten Parasiten der vier im Bodensee eingeborenen Coregonen fanden sich vier in allen vier Wirten. Es sind die Arten, die den Charakter der Parasitenfauna der Felchen vor allem bestimmen, nämlich *Ichthyotaenia longicollis*, *Discocotyle sagittatum*, *Diplostomum volvens* und *Ergasilus sieboldi*. Alle vier sind auch bei zahlreichen anderen Bodenseefischen gemein.

Die Holostomidenlarve *Diplostomum volvens* nimmt an Häufigkeit des Auftretens im Bodensee die erste Stelle unter allen Fischschmarotzern ein. Zandt (199, 200) fand sie im Auge von 75 % der von ihm untersuchten Fische. In ähnlicher Häufigkeit tritt der Schmarotzer in den holsteinischen Seen auf.

Fünf weitere Schmarotzerarten lebten auf je drei verschiedenen Coregonen. Dazu gehören neben der Felchenmyxosporidie *Henneguya zschokkei* und dem im Auge wohnenden Trematoden *Tylodelphis clavata*, zwei ectoparasitische Copepoden, *Achtheres coregoni* und *Basanistes coregoni*, und die so häufige *Ichthyotaenia percae*.

Neun Arten von Parasiten wurden je nur in einer Species der Bodenseecoregonen festgestellt. Dabei handelt es sich häufig um zufälliges Auftreten in unrichtigen Wirten *(Ligula intestinalis*, *Discocotyle hirundinaceum*, *Diplozoon paradoxum)*.

Auch die im Bodensee in der neueren Zeit eingeführte grosse Maräne beherbergt keinen Parasiten, der nicht zugleich bei den im See eingeborenen Verwandten vorkommen würde.

Dass indessen im Bestand der Parasitenfauna der Felchen des Bodensees sich doch gewisse zeitliche und örtliche Differenzen einstellen, wurde bereits betont. Manche dieser Differenzen erklären sich durch die verschiedenen Ernährungsweisen der Wirtsfische.

So kommt *Cyathocephalus truncatus* Pall., der durch den Flohkrebs, *Gammarus pulex*, auf seinen Wirt übertragen wird, ausschliesslich in Sandfelchen und Kilchen vor. Beide Coregonenarten suchen neben

Plankton auch den Grund bewohnende tierische Beute auf. Auch *Pomphorhynchus laevis* (West.), der als Zwischenwirt den Flohkrebs mit *Cyathocephalus truncatus* teilt, wurde bis heute nur in zwei Felchenarten des Bodensees, dem Blaufelchen und dem Gangfisch, nachgewiesen.

Die Ichthyotaenien erscheinen, wie anderswo, so auch im Bodensee im Darm ihrer Wirte in grösster Anzahl im Frühjahr und im Sommer. Dann ist der Darm aller Coregonenarten von Mengen der jungen Bandwürmer erfüllt, die im Darmbrei noch unverdauter Planktonkrebse schwimmen. Im Winter fehlen ganz junge Stadien der Ichthyotaenien, aber auch reife Eier. Nur während des Sommers, bis etwa im Oktober, werden Eier erzeugt. Der Cyclus der Fischtaenien geht parallel dem Entwicklungskreis der dem Crustaceenplankton angehörenden Zwischenwirte.

So lässt sich zusammenfassend sagen, dass die Parasitenfauna der Coregonen des Bodensees aus einem allgemeinen Grundstock besteht, der im Ganzen nach seiner Zusammensetzung demjenigen entspricht, der auch in den Verwandten anderer Gewässer sich findet. In diesem Schmarotzerbesitzstand spielen die Ichthyotaenien, *Discocotyle sagittatum*, *Diplostomum volvens*, *Tylodelphis clavata*, *Henneguya zschokkei* und parasitische Krebse die grösste Rolle. Auffallend ist die grosse Zahl der in den Augen wohnenden Trematoden.

Von Art zu Art variiert die Parasitenfauna mit der veränderten Ernährungsweise. Auch Veränderungen im Jahreslauf sind nicht zu verkennen (Cyclus der Ichthyotaenien). Endlich stellen sich hin und wieder « verirrte » Parasiten in den Coregonen ein, die sonst gattungsfremden Fischen angehören *(Ligula intestinalis*, *Diplozoon paradoxum)*.

Der Vierwaldstättersee.

Der Vierwaldstättersee besitzt drei eingeborene Coregonen, den Edelfisch (*Coregonus wartmanni nobilis* Fat.), den Weissfisch (*Coregonus exiguus albellus* Fat.) und den Balchen (*Coregonus schinzii helveticus* Fat). Künstlich eingeführt wurde aus Norddeutschland zu Beginn der achtziger Jahre des letzten Jahrhunderts *Coregonus maraena* Bloch.

Alle drei Fische leben pelagisch in der Seemitte und ernähren

sich fast ausschliesslich von Plankton. Gelegentlich werden Mollusken aufgenommen.

Diese Gleichförmigkeit in der Ernährung ruft eine entsprechende Monotonie in der Gestaltung der Parasitenfauna hervor. Es handelt sich um einen reinen Cestodenbestand; Trematoden, Nematoden und Acanthocephalen fehlen. Die Zahl der Parasitenarten ist beschränkt, während die Zahl der Individuen in der Regel bedeutend ist, und die Infektion mit grosser Regelmässigkeit und ohne beträchtliche Zahlenschwankungen durch das ganze Jahr andauert.

Nach Nufer (117) belief sich die Zahl der Parasitenträger für den Edelfisch auf 92.3 %, für den Weissfisch auf 86.4 %, für den Balchen auf 100 % der untersuchten Exemplare; eine recht starke Infektionsquote somit.

Alle drei Coregonen des Vierwaldstättersees sind Wirte von *Ichthyotaenia longicollis* (Rud.), *Ichth. fallax* (La Rue) und *Triaenophorus nodulosus* Rud. Der letztgenannte Bothriocephalide kommt als eingekapselte Larve in der Muskulatur, wie als reife Strobila im Darm vor. Zu diesen Cestoden soll sich in *Coregonus exiguus albellus* und in *C. schinzii helveticus* die Taenie der Cypriniden, *Ichthyotaenia torulosa* Batsch gesellen. Doch bedarf die Bestimmung der Bestätigung.

Sicherer ist das Auftreten von *Ichthyotaenia percae* (O. F. M.) in den drei Coregonen des Vierwaldstättersees.

Auch die gewöhnlichen Eubothrien der Felchen fehlen nicht. Im Edelfisch und im Weissfisch stellen sich *Eubothrium crassum* (Bloch) und *Eub. salvelini* (Schrank) ein.

Triaenophours nodulosus Rud. ist sowohl als Larve in der Muskulatur, wie als geschlechtsreifer Wurm im Darm selten. Sein Auftreten in den Felchen macht den Eindruck eines zufälligen verirrten Parasiten, der sonst im Vierwaldstättersee in acht systematisch sehr verschiedenen Fischarten weit verbreitet ist. Fuhrmann (36) lässt die Frage offen, ob nicht ein Teil der als *Triaenophorus nodulosus* Rud. beschriebenen Funde aus Coregonen der zentralschweizerischen Seen als *Triaen. crassus* Forel anzusprechen seien. Die Infektion mit *Triaenophorus*-Larven ist für den Edelfisch und den Weissfisch nicht selten eine sehr starke; in der Muskulatur des letztgenannten Wirtes liegen auch etwa nicht näher bestimmbare Bothriocephalenlarven.

Verirrt ist die in der Leibeshöhle des Balchen gelegentlich schmarotzende *Ligula simplicissima* (L.), ein typischer Gast der karpfenartigen Fische.

Natürlich fehlen den Coregonen des Vierwaldstättersees die Myxosporidien und die auf den Kiemen des Wirtes lebenden Krebse nicht. Es handelt sich, neben einer *Myxobolus*-Art, um die typische Felchenmyxosporidie *Henneguya zschokkei* Gurley, sowie um die Copepoden *Ergasilus surbecki* Baum. und *Erg. sieboldi* v. Nordm. Die Haut von *Coregonus exiguus albellus* scheint häufig den Angriffen von *Ichthyobdella geometra* Bl. ausgesetzt zu sein. Ebenso bezeichnend wie die positiven Befunde sind die negativen Feststellungen über die Parasitenfauna der Coregonen des Vierwaldstättersees.

Es fehlen die Schmarotzer, die nicht durch Plankton übertragen werden. So war der anderswo in den Felchen so häufig auftretende *Cyathocephalus truncatus* (Pall.) nicht vorhanden. Beim Saibling desselben Sees gehört der genannte Cestode zu den gewöhnlichen Vorkommnissen. Ebenso ist *Pomphorhynchus laevis* (West.) abwesend. Beide, *Cyathocephalus* und *Pomphorhynchus*, benützen als Zwischenträger den littoralen Flohkrebs *Gammarus pulex*, der als Nahrung für die rein planktonischen Coregonen des Vierwaldstättersees nicht in Betracht kommt. Auf die Abwesenheit von Trematoden, Nematoden und Acanthocephalen wurde bereits hingewiesen.

Die Parasitenfauna der Coregonen des Vierwaldstättersees ist arm an Formen und, wie bei Planktonfressern überhaupt, reich an Individuen. Sie setzt sich im Darmkanal ausschliesslich aus Cestoden zusammen. Alle Arten sind auch in den Felchen der übrigen subalpinen Seen und des europäischen Nordens zu Hause. So macht die Parasitengesellschaft in ihrer Zusammensetzung den Eindruck einer unvermischten, ursprünglichen Coregonenfauna. Es fehlen ihr spätere sekundäre Zutaten, und einzelne sonst typische Elemente mögen ihr verloren gegangen sein.

Der Neuenburgersee.

Im Neuenburgersee kommen zwei Formen von Coregonen vor, die grössere Palée (*Coregonus schinzii palea* Fat.) und die kleine Bondelle (*Coregonus exiguus bondella* Fat.).

Beide Fische sind Planktonfresser. Besonders der pelagische Krebs, *Bythotrephes longimanus*, spielt als Nahrung eine grosse Rolle. Doch ist die Bondelle weniger wählerisch. Sie hält sich nach Jahreszeit und Gelegenheit auch an Bodentiere (Pisidien, Insektenlarven, Anneliden) und frisch abgelegten Felchenlaich.

Diese Divergenz in der Ernährung findet auch einen Ausdruck in der Zusammensetzung der Parasitenfauna. Die Bondelle beherbergt nicht selten *Cyathocephalus truncatus* (Pall.), der in der Palée bis jetzt nicht gefunden wurde. Der Cestode benützt als Zwischenträger der uferbewohnenden Flohkrebs *(Gammarus pulex)*.

Im Uebrigen aber stimmt der Parasitenbestand beider Coregonen quantitativ und qualitativ überein. Er trägt mit seinen zahlreichen Ichthyotaenien den Charakter einer durch Planktoncrustaceen übermittelten Schmarotzergesellschaft. Trematoden, Nematoden und Acanthocephalen scheinen zu fehlen oder selten zu sein.

Für die Bondelle finden sich in der Literatur folgende Parasitenangaben (André 1, Fuhrmann 32-37), denen eigene im Oktober 1926 gewonnene Resultate beigefügt seien:

Cyathocephalus truncatus (Pall.).
Eubothrium salvelini (Schrank).
Ichthyotaenia percae (O. F. M.).
» *longicollis* (Rud.).
» *fallax* (La Rue).
Triaenophorus nodulosus (Pall.), erwachsen und als Larve.
Myxobolus sphaeralis Gurley.
Henneguya zschokkei Gurley.

In der Palée lebten Ichthyotaenien und *Henneguya zschokkei*; die Kiemen waren, nach Baumann (7, 8) nicht selten mit *Ergasilus surbecki* infiziert.

Einige Einzelheiten über das Vorkommen und die Verteilung von parasitischen Würmern in der Bondelle zeigen die eigenen Beobachtungen. Von vierzig untersuchten Fischen waren sechs parasitenfrei. In den übrigen 34 erschienen in einförmiger Weise die oben genannten, bei den Coregonen so weit verbreiteten Cestoden.

Cyathocephalus truncatus (Pall.) trat nur vereinzelt in zwei Fällen auf; *Eubothrium salvelini* (Schrank) fand sich in vierzehn Fischen; am häufigsten war *Ichthyotaenia percae* (O. F. M.). Sie bewohnte den Darm von 29 der untersuchten Bondelles und zwar oft

in recht grosser Zahl. Junge Strobilae waren auch im Oktober häufig. Dagegen liess sich *Ichthyotaenia longicollis* (Rud.) nur zweimal nachweisen. *Eubothrium* und *Ichthyotaenia* waren in der Regel in demselben Darme vergesellschaftet.

Auch FUHRMANN berichtet über die Häufigkeit und das regelmässige Auftreten der Fischtaenien in den zwei Coregonen des Neuenburgersees. Larven und junge Taenien waren oft ungemein zahlreich, besonders in rein planktivoren Jungfischen.

Die Coregonen-Myxosporidie, *Henneguya zschokkei* Gurley, tritt im Neuenburgersee bei Palée und Bondelle häufig und oft krankheitserregend auf. Die Zahl der grossen Sporocysten stieg in einem Fisch bis auf 80, ihre Länge bis zu vier Centimeter (vergl. FUHRMANN 32, 37). Auch *Myxobolus sphaeralis* Gurley schmarotzt recht häufig auf den Kiemen der zwei Neuenburger Coregonenarten.

Der faunistische Charakter der Parasitengesellschaft von Palée und Bondelle entspricht genau demjenigen der Coregonen der übrigen nordalpinen Seen.

Dasselbe gilt für die Felchen des Genfersees.

DER GENFERSEE.

Im Genfersee leben zwei eingeborene Coregonenarten: die Féra und die Gravenche, *Coregonus schinzii fera* Fat. und *C. hiemalis* Jur. Künstlich wurden in den Leman eingeführt *Coregonus maraena* Bloch aus Norddeutschland und *C. albus* Fat. aus den grossen nordamerikanischen Seen.

Fera und Gravenche sind Planktonfresser.

Die Fischparasiten des Genfersees fanden ihren Bearbeiter in ZSCHOKKE (202). Weitere Beiträge zu ihrer Kenntnis lieferten ANDRÉ (1), FOREL (28), LUNEL (99), FUHRMANN (98) und SCHOR (146).

Die Parasitenliste für *Coregonus schinzii fera* Fat. des Genfersees lautet:

Eubothrium crassum (Bloch).
» *salvelini* (Schrank).
Ligula intestinalis (L.), Larve.
Cyathocephalus truncatus (Pall.).
Diphyllobothrium latum (L.).
Ichthyotaenia longicollis (Zeder), Larve.
» *torulosa* (Batsch).

Ichtyotaenia fallax (La Rue).
Ichthyotaenia percae (O. F. M.).
Pomphorhynchus laevis (O. F. M.).
Nematodencysten.
Myxobolus sphaeralis Gurley.
Henneguya zschokkei Gurley.

Ausserdem scheinen auf den Kiemen und in der Muskulatur des Fisches noch weitere *Myxobolus*-Arten zu parasitieren.

Für *Coregonus hiemalis* Jur. sind *Ichthyotaenia longicollis* (Rud.), *Ichth. percae* (O. F. M.), *Pomphorhynchus laevis* (O. F. M.), *Filaria ovata* und *Henneguya zschokkei* Gurley bekannt.

Der Hochstand der Parasitenentwicklung in der Fera scheint nach Zahl der Arten und Individuen, nach Zschokke (202), im März und April zu liegen.

Besondere Erwähnung verdient das häufige Auftreten von *Pomphorhynchus laevis* in beiden Coregonen des Genfersees, und die oft massenhafte Infektion mit Myxosporidien. Gurley (45) berichtet, dass *Myxobolus sphaeralis* Gurley nicht selten zu Tausenden eingekapselt in der Kiemenschleimhaut von *Cor. fera* liege und den Branchien durch sein massenhaftes Auftreten eine graue Färbung verleihe. Auch *Henneguya zschokkei* gehört in den Felchen des Leman zu den gewöhnlichsten Erscheinungen.

Zweifelhaft ist die Bestimmung von *Ichthyotaenia torulosa* (Batsch); *Ichth. percae* (O. F. M.) scheint auch in den Coregonen des Genfersees die vorherrschende Fischtaenie zu sein. Endlich sei erwähnt, dass *Coregonus schinzi fera* als Zwischenwirt von *Ligula intestinalis* (L.) und *Diphyllobothrium latum* (L.) dienen kann. Die betreffenden Angaben stammen von Galli-Valerio und Schor (146). Die Gegenwart von *Cyathocephalus truncatus* (Pall.) und *Pomphorhynchus laevis* (O. F. M.) im Darm von Gravenche und Fera zeigt, dass diese Fische, neben pelagischen Crustacen, auch den uferbewohnenden *Gammarus pulex* (L.) nicht verschmähen.

Die Parasitenfauna der Coregonen des Genfersees unterscheidet sich in keinem wichtigen Punkte, weder quantitativ noch qualitativ, von derjenigen der Artgenossen in den übrigen nordalpinen Seen. Gewisse Funde, wie *Ligula intestinalis* (L.), mögen auf zufällige Verirrungen des betreffenden Schmarotzers zurückzuführen sein. Die *Ligula*-Larve bewohnt sonst hauptsächlich die karpfenartigen Fische.

Die spärlichen Notizen, die über die Felchenparasiten in den übrigen nördlichen Alpenrandseen vorliegen, erwecken den Eindruck, dass die Schmarotzerfauna in dem gedachten Gebiet für die Coregonen qualitativ überall dieselbe sei. Eine wichtige Rolle nach Häufigkeit und Verbreitung spielt *Henneguya zschokkei* Gurley. FUHRMANN (32) fand diese typische Myxosporidie der Felchen in Coregonen des Thuner- und des Hallwilersees; HOFER (52) im oberen Zürchersee und SCHEURING in den Renken der bayrischen Voralpenseen (137).

Im Thunersee waren die bis 25 mm langen Cysten des Parasiten beunruhigend häufig. Mindestens 15 % der untersuchten Exemplare von *Coregonus wartmanni alpinus* Fat. waren mit *Henneguya* besetzt (SURBECK 155-157). Auch im Zürich-und Walensee tritt der Schädling epidemisch auf.

Eine gleichmässige Verbreitung in der Muskulatur der Coregonen der nordalpinen Seen besitzen die eingekapselten Larven von *Triaenophorus nodulosus* (Rud.) und *T. crassus* Forel. Ich nenne als Fundorte die Muskulatur von *Coregonus wartmanni alpinus* des Thunersees. Ungefähr 1/3 der Fische trugen nach SURBECK (155-157) die Schmarotzer. Auch in den Renken des Chiemsees, des Ammer- und Würmsees, sowie in den Felchen des Bielersees, gehören die *Triaenophorus*-Larven zu den ständigen Vorkommnissen (SCHEURING 137; FUHRMANN 36; SURBECK 155).

Auch die Vertretung und Häufigkeit der Darmcestoden in den Coregonen der nordalpinen Randseen bringt keine Ueberraschungen. *Ichthyotaenia percae* (O. F. M.), ein typischer Salmonidenschmarotzer, scheint vorzuherrschen (SURBECK 155). Auch *Ichth. fallax* La Rue stellt sich etwa ein.

Im Bratfisch (*Coregonus asperi maraenoides* Fat.) fanden sich *Ascaris* und *Echinorhynchus*; eine nähere Bestimmung steht aus.

Nicht anders verhält es sich mit den auf den Kiemen und Flossen parasitierenden Copepoden. Es handelt sich um:

Achtheres coregoni Baum.
Basanistes coregoni Neresh.
Ergasilus surbecki Baum.
» *sieboldi* Nordm.

die auf verschiedenen Coregoniden des Zürichsees, Thunersees, Zugersees und Walensees haufig sind.

Das allerdings etwas spärliche Material erlaubt den Schluss, dass der Parasitenbesatz der Coregonen in allen nordalpinen Seen qualitativ und quantitativ identisch ist. Was für den Bodensee, den Vierwaldstättersee, den Neuenburgersee und den Leman gilt, behält parasitologisch seine Geltung für alle Wasserbecken am nördlichen Alpenfuss. Ueberall sind dieselben Parasitenformen an Zahl und Häufigkeit führend. Von den Cestoden sind es *Cyathocephalus truncatus* (Pall.), *Eubothrium salvelini* (Schrank) und einige Ichthyotaenien, wie *Ichthyotaenia percae* (O. F. M.), *Ichth. longicollis* (Zeder), *Ichth. fallax* (La Rue). *Trematoden* und *Nematoden* bleiben selten, und von den *Acanthocephalen* verdient nur der hin und wieder auftretende *Acanthocephalus lucii* (O. F. M.) Erwähnung.

Der Vergleich des Schmarotzerbestandes der Coregonen aus den Seen am Alpenfuss mit demjenigen der entsprechenden Fische in anderen Wohngebieten, besonders im Norden Europas, soll an anderer Stelle gezogen werden. Er wird die weitgehende faunistische Uebereinstimmung der Parasitenfauna der Vertreter der Gattung *Coregonus* in geographisch weit getrennten Bezirken ergeben, aber auch typische Verschiedenheiten aufdecken.

5. **Seen am südlichen Alpenrand.**

Die Vertreter der Gattung *Coregonus* waren ursprünglich den Seen des südlichen Alpenfusses fremd. Es gelang ihnen nicht, postglazial das Gebirge zu übersteigen. Erst in neuer Zeit hat der Mensch durch künstlichen Einsatz von embryonierten Eiern oder Jungfischen die insubrischen Seen mit Felchen bevölkert. Der Erfolg war ein bedeutender; denn heute spielt der Felchenfang in vielen der oberitalienischen Seen eine wirtschaftlich grosse Rolle.

Ueber die Besiedelungsgeschichte der südlichen Wasserbecken mit Coregonen geben die Abhandlungen von Bettelini (12), Hofer (50), Thienemann (172), Zschokke (213), besonders aber von Rina Monti (108-111) hinreichende Auskunft.

Es ergibt sich, dass seit den Jahren 1861 und 1862 immer wieder und in steigendem Masse Anstrengungen gemacht wurden, die Felchen in Oberitalien einzubürgern. Die Versuche mit den norddeutschen Madü-Maränen und mit dem amerikanischen Weiss-

fisch misslangen, während diejenigen mit den Blaufelchen aus dem Bodensee *(Coregonus wartmanni coeruleus* Fat.) und mit dem Balchen *(Coregonus schinzii helveticus* Fat.) einen vollen Erfolg zeitigten. Heute sind die Nachkommen der künstlich ausgesetzten nordalpinen Coregonen besonders im Lago Maggiore, im Comersee und im Gardasee häufig.

R. Monti betont, dass die Coregonen in der kurzen Zeit ihrer Anwesenheit in den insubrischen Wasserbecken morphologische Varietätenbildung eingegangen sind. Auch biologische Anpassung, besonders an die Art der Nahrung, hat stattgefunden (33).

Die aus den nordalpinen Seen eingeführten Felchen sind pelagisch lebende Planktonfresser und Kaltwasserfische. Sie bevorzugen besonders *Bythothrephes.* Wenn aber dieser Krebs fehlt oder selten ist, nehmen sie als Nahrung auch andere Planktonten auf *(Leptodora*, *Daphnia*, *Bosmina*, pelagische Rotatorien). Sogar Ufer- und Bodentiere (Chironomidenlarven) werden gelegentlich nicht verschmäht.

Auch im Lebenslauf des einzelnen Fisches vollzieht sich ein Wandel der Nahrung. Er führt von mikroskopisch kleinen tierischen und pflanzlichen Organismen im ersten Jugendalter der Coregonen zur *Bythotrephes*-Nahrung des erwachsenen Fisches. Diese zeitliche und örtliche Verschiedenheit in der Ernährung dürfte gegebenen Falles ihren Ausdruck in der Zusammensetzung der Parasitenfauna der Felchen finden.

Besonderes Interesse verdient die Frage, ob sich in den Coregonen der italienischen Seen in den etwas mehr als 50 Jahren, die seit ihrem Einsatz als parasitenlose Embryonen oder Jungfische verstrichen sind, eine Schmarotzerfauna herausgebildet hat, und aus welchen Elementen sich dieselbe zusammensetzt. Es bietet sich so vielleicht Gelegenheit, die Entstehung und allmähliche Verbreitung einer Parasitengesellschaft zu verfolgen und zu bestimmen, von welchen Wirten und Zwischenwirten ihre einzelnen Bestandteile übernommen worden sind. Zugleich werden sich eventuell die Unterschiede zwischen der Parasitenbevölkerung der nordalpinen und der südalpinen Coregonen feststellen lassen. Damit würde es möglich, die primären Felchenschmarotzer von den sekundär erworbenen zu unterscheiden.

Die Antwort auf die gestellte Frage nach dem Parasitenbestand der Coregonen in den insubrischen Seen fällt leider ganz negativ

aus. Von 40 Exemplaren von Coregonen aus dem Lago Maggiore, die auf Schmarotzer sehr genau untersucht wurden, erwiesen sich sämtliche als vollständig parasitenfrei. Der Zeitraum von etwa 50 Jahren, der seit dem Einsatz verstrichen ist, hat also nicht hingereicht, um eine Schmarotzerfauna in den südalpinen Coregonen entstehen zu lassen, trotzdem andere Salmoniden der südalpinen Seen — *Trutta lacustris* — reich an Schmarotzern sind, die auch in Felchen gedeihen, und trotzdem die nötigen Zwischenwirte nicht fehlen. So berichtet z.B. Largaiolli (71), dass auf den Forellen des Gardasees *Discocotyle sagittatum* (F. S. L.) und *Achtheres percarum* v. Nordm. lebe. *Salmo salvelinus* kann als Lieferant von Parasiten für die Coregonen der insubrischen Seen nicht in Betracht kommen, da dieser Fisch selbst erst in neuerer Zeit in jene Wasserbecken eingesetzt worden ist.

Dieselben Fragen, wie an die Coregonen, nach der Gegenwart und der Entstehung einer Parasitenfauna wären auch an *Salmo salvelinus* zu stellen, der in die Seen am Südrand der Alpen ebenfalls künstlich durch die Hand des Menschen eingeführt wurde.

6. **Nordamerika.**

In Nordamerika leben zahlreiche Formen der Gattung *Coregonus*. Sie gedeihen besonders im Gebiet der grossen Seen. Wirtschaftliche Bedeutung und weite Verbreitung besitzt vor allem der White Fish, *Coregonus albus* (Le Sueur), der durch künstlichen Einsatz in Amerika und Europa sein Wohngebiet beträchtlich erweiterte.

Ueber die Parasiten seiner Form *Coregonus clupeiformis* (Mitch.) liegen eine Reihe von Notizen vor.

Ward (93) untersuchte zehn Exemplare des Fisches und fand alle mit Helminthen besetzt. Er sammelte in ihnen fünf Exemplare von Trematoden, fünfzehn Cestoden, 17 Nematoden und 226 Acanthocephalen. Leider bleibt er uns die Bestimmung der Würmer schuldig. Ebenfalls ohne nähere Bestimmung führen Stiles und Hassall aus *Coregonus clupeiformis* den unreifen Nematoden *Agamonema piscium* an. Aus dem Verdauungstraktus desselben Fisches beschreibt Cooper (23) eine neue Art von *Cyathocephalus* unter dem Namen *C. americanus*, die auch in anderen Coregonen verschiedener amerikanischer Gewässer vorkommt. Dagegen

meldet LINTON (86) aus *Coregonus clupeiformis* des Lake Superior den in den europäischen Gattungsgenossen so häufigen *Cyathocephalus truncatus* (Pall.). WRIGHT (196) beschreibt aus dem Herzaurikel von *Coregonus albus* Le S. die neue Art *Ancyracanthus serratus*, die mit dem europäischen *A. cystidicola* am nächsten verwandt ist, und STILES und HASSALL erwähnen aus demselben Wirt eine unbestimmte *Echinorhynchus-Art* (149).

Als Schmarotzer von *Coregonus williamsoni* (Girard) aus dem Bitter Rock River bei Fort Missoula kennt FAUST (27) die neue Ichthyotaenie *Proteocephalus laruei.* Sie gehört zum Formenkreis der in europaäischen Coregonen so ungemein häufigen *Ichthyotaenia percae* (O. F. M.). In dieselbe Verwandtschaft stellt sich auch *Proteocephalus filicollis*, den BENEDICT (11) in *Coregonus artedi*, *C. nigripennis* und *C. prognathus* aus der Traverse Bai des Lake Michigan nachwies. Die Art ist identisch mit *Proteocephalus exiguus* La Rue. *Coregonus artedi* lebt nur in den « Great Lakes » und den ihnen benachbarten Gewässern, während *C. nigripennis* kleinere Becken vorzieht, und *C. prognathus* wahrscheinlich das Tiefenwasser der grossen Seen aufsucht. Alle drei Arten sollen Kleintierfresser der Bodenfauna sein. Diese Gemeinsamkeit der Nahrung könnte das Vorkommen von *Proteocephalus exiguus* in den verschiedenen Wirten erklären.

Coregonus artedi beherbergt, wie die europäischen Coregonen, die Plerocercoide von *Triaenophorus crassus* Forel. Ergänzend sei noch bemerkt, dass auf den nordamerikanischen Coregonen auch die ectoparasitischen Copepoden nicht fehlen. *Lernaeapoda coregoni* I. S. Smith, die sich von *Achtheres coregoni* Baumann genügend unterscheidet, lebt häufig auf den Flossen und gelegentlich auch auf dem übrigen Körper von *Coregonus artedi* des Niagara.

Die spärlichen Angaben über die Schmarotzer in den nordamerikanischen Coregonen gestatten immerhin den Schluss, dass die europäischen Felchenparasiten auch in Amerika als führende Arten auftreten, oder dort wenigstens durch biologisch und systematisch sehr nahestehende Formen vertreten sind.

Als beiden Erdteilen gemeinsam erweisen sich *Triaenophorus crassus* Forel, *Cyathocephalus truncatus* (Pall.), *Eubothrium crassum* (Bloch). Vikarierend treten in Nordamerika für nahe verwandte Europäer auf: *Cyathocephalus americanus* Cooper, *Proteocephalus laruei* Faust, *P. exiguus* La Rue und *Ancyracanthus serratus*

Wright. Eigentlich fremdartige Darmhelminthen fehlen den amerikanischen Coregonen. So erhält die Parasitenfauna der Coregoniden Europas und Nordamerikas einen ungemein gleichartigen Anstrich. Das deutet auf gleichen Ursprung und gleiche Lebensweise ihrer Träger.

Im grossen Reichtum an Acanthocephalen nähern sich die nordamerikanischen Coregonen ihren skandinavischen und besonders ihren finnischen Verwandten.

IV. DIE GESAMMTPARASITENFAUNA DER COREGONEN UND IHRE ZUSAMMENSETZUNG.

Gesammtliste der Parasiten der Gattung Coregonus.

(Mit Ausschluss der unvollständig bestimmten und zweifelhaften Formen).

A. *Cestodes.*

Ichthyotaenia longicollis (Rud.): 1, 2, 4, 5, 6.
» *percae* (O. F. M.): 1, 5, 6.
» *fallax* La Rue: 5, 6.
» *cyclops* v. Linstow: 6.
» *laruei* Faust: 3.
» *torulosa* Batsch: 5.
» *exigua* La Rue: 3.
Eubothrium crassum (Bloch): 1, 3, 4, 5, 6.
» *salvelini* (Schrank): 4, 5, 6.
Cyathocephalus truncatus (Pall.): 1, 3, 4, 5.
» *americanus* Cooper: 3.
Ligula intestinalis (L.): 5, 6.
Triaenophorus nodulosus Rud.: 1, 4, 5, 6.
» *crassus* Forel: 1, 3, 4, 5, 6.
Diphyllobothrium latum (L.): 1, 4, 5, 6.
Cryptobothrium longicolle van Bened.: 6.

B. *Trematodes.*

Discocotyle hirundinaceum Dies.: 5.
» *sagittatum* F. S. L.: 1, 4, 5, 6.
Tetraonchus borealis (Olss.): 6.
Dactylodiscus borealis Olss.: 4.

Diplostomum volvens v. Nordm.: 5.
Diplozoon paradoxum v. Nordm:. 5.
Tylodelphis clavata v. Nordm.: 5, 6.
Crepidostomum farionis (Müll.): 4, 6.
Phyllodistomum conostomum (Olss.): 4.
Derogenes varicus Rud.: 4, 6.
Hemiurus appendiculatus Rud.: 4, 6.

C. *Nematodes.*

Filaria ovata Rud.: 5.
Ancyracanthus impar Schn.: 1, 5, 6.
» *cystidicola* Rud.: 1, 2, 6.
» *serratus* Wright: 3.
Ascaris obtusocaudata Rud.: 5, 6.
Cucullanus elegans Zeder: 1, 6.
Dacnitis sphaerocephala Duj.: 1.

D. *Acanthocephala.*

Pomphorhynchus laevis (Westr.): 2, 5, 6.
Echinorhynchus coregoni: 3.
» *salmonis* (O. F. M.): 1, 4, 6.
» *gadi* (O. F. M.): 1, 4.
» *clavula* Duj.: 1.
Acanthocephalus lucii (O. F. M.): 1, 4, 6.
» *anguillae* (O. F. M.): 1, 6.
Corynosoma strumosum (Rud.): 1, 4.
» *semerme* (Forsell): 1.

E. *Myxosporidia.*

Henneguya zschokkei Gurley: 1, 5, 6.
» *koleskowii* Gurley: 6.
Myxobolus mülleri Bütschli: 5.
» *sphaeralis* Thél.: 5, 6.
» *exiguus* Thél.: 5.
» *piriformis* Thél.: 5.

F. *Crustacea.*

Argulus coregoni Thorell: 5.
Ergasilus sieboldi v. Nordm.: 5, 6.
» *surbecki* Baum.: 5, 6.
Achtheres coregoni Baum.: 5.
Basanistes coregoni Neresh.: 1, 5.
Lernaeopoda coregoni I. S. Smith: 3.

In die vorstehende Liste der Coregonenparasiten sind nur die vollständig bis zur Species bestimmten Formen aufgenommen worden. Weggelassen wurden alle ungenügend, etwa nur bis zum Genus bestimmten und alle unvollständig oder gar nicht beschriebenen Formen. Ebenso blieben unberücksichtigt die offenbar falsch diagnostizierten Species. Trotz dieser im Interesse einer zuverlässigen Uebersicht vorgenommenen Einschränkung zählt die Liste die grosse Zahl von 55 Nummern. Die Zahlen hinter den systematischen Namen sollen einen Ueberblick über das geographische Vorkomen der einzelnen Parasitenarten gestatten, und zwar bedeutet:

1. Finnland 2. Sibirien 3. Nordamerika 4. Skandinavien 5. Seen des nördlichen Alpenfusses 6. Norddeutschland.

Aus der Zusammenstellung ergibt sich die weite Verbreitung zahlreicher Parasiten der Coregonen, ihr regelmässiges Auftreten in geographisch sehr weit getrennten Bezirken. Mehr als die Hälfte der Parasiten begleiten die Wirte an weit auseinander liegende Oertlichkeiten. Dieser Eindruck wird sich verstärken, sobald gewisse Erdbezirke, wie Sibirien und Nordamerika genauer helminthologisch-faunistisch durchsucht sein werden. Es bestätigt sich der Satz, dass die für eine Tierart typischen Parasiten die geographische Verbreitung ihres Wirtes und Zwischenwirtes teilen.

Solche weitverbreitete Schmarotzer, die fast überall auftreten, wo Coregonen leben, sind:

Ichthyotaenia percae (O. F. M.).
» *longicollis* (Rud.).
Diphyllobothrium latum (L.).
Eubothrium crassum (Bloch).
» *salvelini* (Schrank).
Cyathocephalus truncatus (Pall.).
Triaenophorus nodulosus Rud.
» *crassus* Forel.
Discocotyle sagittatum F. S. L.
Ancyracanthus impar Schn.
Ancyracanthus cystidicola Rud.
Pomphorhynchys laevis (Westr.).
Echinorhynchus salmonis (O. F. M.).
Henneguya zschokkei Gurley.

Diese Arten verleihen der Parasitenfauna der Coregoniden ihr charakteristisches Gepräge.

Dazu gesellen sich die Schmarotzer, die an zwei oft weit auseinander liegenden Wohnbezirken in Coregonen erscheinen. Es sind fünfzehn Arten, nämlich:

Ichthyotaenia fallax La Rue.
Ligula intestinalis (L.).
Tylodelphis clavata v. Nordm.
Crepidostomum farionis (O. F. M.).
Derogenes varicus Rud.
Hemiurus appendiculatus Rud.
Cucullanus elegans Zeder.
Ascaris obtusocaudata Rud.
Echinorhynchus gadi (O. F. M.).
Acanthocephalus anguillae (O. F. M.).
Corynosoma strumosum (Rud.).
Myxobolus sphaeralis Thél.
Ergasilus sieboldi v. Nordm.
» *surbecki* Baum.
Basanistes coregoni Neresh.

Die übrigen in der Liste genannten Parasiten sind bis heute nur in einen Wohnbezirk der Coregonen gefunden worden. Doch ist es für manchen dieser Schmarotzer zum mindesten sehr wahrscheinlich, dass künftige helminthologische Beobachtungen ihre weitere geographische Verbreitung über die Vertreter der Gattung *Coregonus* ergeben werden.

Aus allem geht hervor, dass *Coregonus* trotz seiner diskontinuierlichen Verbreitung eine erstaunlich monoton-einförmige Parasitenfauna besitzt. Der Schmarotzerbestand der Coregonen aus Skandinavien, Finnland, Norddeutschland, der Schweiz und selbst aus Nordamerika und Sibirien weicht in seiner faunistischen Zusammensetzung nicht wesentlich von einander ab. In Nordamerika treten für europäische Parasitenarten oft sehr nahe verwandte Species vikarierend auf. Es wird sich indessen in manchen Fällen noch erweisen müssen, ob diese amerikanischen Formen wirklich Artberechtigung besitzen.

Es liegt nahe, diese faunistische Uebereinstimmung zum Teil auf denselben geographischen und historischen Ursprung aller Coregonen zurückzuführen.

Von den grossen Abteilungen der parasitischen Würmer finden in den Coregonen die reichste Vertretung an Arten und an Individuen die Cestoden (16 Arten). Das hängt mit dem Umstand zusammen, dass die überwiegende Zahl der Coregonen-Arten sich von Plankton nährt, und dass die grosse Mehrzahl der aus Coregonen bekannten Bandwürmer durch pelagische Crustaceen auf den Wirt übertragen wird. *Cyathocephalus truncatus* (Pall.) ist in seinem Auftreten deutlich an die Gegenwart von *Gammarus* gebunden. Die Trematoden und Nematoden treten in der Parasitenfauna der Coregonen an Zahl von Arten und von Individuen, besonders aber an Regelmässigkeit des Auftretens und an weiter Verbreitung stark zurück.

Unter den 11 Trematoden der Coregonen leben mehr als die Hälfte ectoparasitisch auf der Haut und auf den Kiemen iher Wirte. Sie bedürfen keines Zwischenträgers, sondern verbreiten sich direkt, ohne in die Nahrung eingeschlossen zu sein, von Fisch zu Fisch.

Erwähnung verdient die ziemlich reiche Vertretung der Acanthocephalen (9 Arten). Doch ist der weitaus grösste Teil der Kratzer auf die Coregonen aus den Gewässern rings um die Ostsee beschränkt (Skandinavien, Finnland, Norddeutschland). Dort stehen den betreffenden Schmarotzern in sehr zahlreichen ufer- und grundbewohnenden Crustaceen die nötigen Zwischenwirte zur Verfügung. Besonders die relikten Krebse des Ostseegebietes, die den Coregonen als Nahrung dienen, mögen als Ueberträger der Acanthocephalen eine bedeutsame Rolle spielen.

Aus allem ergibt sich der enge Zusammenhang zwischen der Ernährungweise des Wirtes und der Gestaltung seiner Parasitenbevölkerung.

Die soeben entworfene Liste der mit genügender Sicherheit bekannten Schmarotzer der Coregonen fügt sich aus Elementen zusammen, die nach dem Ursprung und nach der Biologie verschieden sind. Vielleicht lässt sich der Gesamtbestand in vier Gruppen teilen:

a. Parasiten, die nur in Salmoniden vorkommen, oder sogar auf die Coregoniden beschränkt sind.

b. Auch bei anderen Fischen des Meeres oder Süsswassers weit verbreitete Schmarotzer.

c. Verirrte Parasiten, die zufällig auf Coregonen übertragen werden können, sonst aber in anderen Wirten regelmässig schmarotzen.

d. Rein marine Parasiten.

Die vier Gruppen seien einer näheren Betrachtung unterzogen.

a) Salmoniden- (Coregoniden-) Parasiten.

Als Salmonidenparasiten bezeichne ich diejenigen Schmarotzer, die bisher nur an oder in lachsartigen Fischen mit Sicherheit nachgewiesen worden sind. Sie fehlen in anderen Wirten, sind also biologisch an Salmoniden gebunden. Eine Untergruppe schränkt ihr Vorkommen noch enger ein. Ihre Vertreter bewohnen ausschliesslich die Arten der *Gattung Coregonus*. Solche exklusive Coregonidenschmarotzer sind:

Phyllodistomum conostomum (Olss.).
Achtheres coregoni Baum.
Basanistes coregoni Neresh.
Myxobolus sphaeralis Thél.
Henneguya zschokkei Gurley.

Als Salmonidenparasiten im weiteren Sinne haben zu gelten:

Eubothrium crassum (Bloch).
» *salvelini* (Schrank).
Ichthyotaenia longicollis Rud.
» *fallax* La Rue.
Discocotyle sagittatum Dies.
Crepidostomum farionis (O. F. M.).
Ascaris obtusocaudata Rud.
Ancyracanthus impar Schneid.
» *cystidicola* Rud.

Ein Parasit der Coregonen im engsten Sinne scheint *Phyllodistomum conostomum* (Olss.) zu sein. Er wurde bis jetzt nur in skandinavischen Vertretern der Gattung *Coregonus (C. albula, C. maraena, C. lavaretus, C. oxyrhynchus)* von Olsson (122-125) und Nybelin (119) gefunden.

Durchaus typisch für Coregonen ist die Myxosporidie *Henneguya zschokkei* Gurley. Sie begleitet die felchenartigen Fische in alle

ihre weit auseinander liegenden Wohnorte und bewohnt ihre verschiedensten Arten und Formen. In den norddeutschen Seen befällt der Schmarotzer die Maränen; er ist häufig bei den Coregonen der finnischen und der russischen Gewässer, die mit der Ostsee in Verbindung stehen (Peipus-, Ladogasee) (siehe BRAUN 17), und nach brieflicher Mitteilung von J. A. PALMÉN sehr häufig bei Helsingfors. Aus Bayern meldet den Parasiten SCHEURING (136) in der Chiemseerenke, und aus der Schweiz liegen viele Notizen über sein Vorkommen in zahlreichen Seen des Rhein- und Rhonesystems vor (Thuner-, Hallwiler-, Zürich-, Walen-, Vierwaldstätter-, Neuenburger- und Genfersee). Darüber berichten AUERBACH (4), NUFER (117), FATIO (24), SURBECK (155-157) und ZSCHOKKE (207-209). So liegt der Gedanke nahe, dass *Henneguya zschokkei* Gurley ein alter Coregonenparasit sei, der die Gattung schon bewohnte, bevor sie in weitauseinander gerissene Kolonien und in lokale Arten und Varietäten zerfiel.

Andere Salmoniden werden von *Henneguya zschokkei* ausserordentlich nahestehenden Formen der Gattung infiziert. So melden SCHUBERG und SCHRÖDER (154) aus dem Bindegewebe der Forelle die neue Art *Henneguya nüsslini*, die auf das engste mit *H. zschokkei* verwandt ist, und in den pazifischen Lachsen, *Oncorhynchus kisutch* und *O. keta*, findet sich *Henneguya salminicola* Ward. WARD (190) sagt über diese Species:

« In form and size of the spores this species ressembles most closely *H. zschokkei* and *H. nüsslini*. A close ressemblence exists between the new species and *H. zschokkei.* »

HEITZ und ZSCHOKKE (214), die den Parasiten aus Lachsen von Kamtschaka erhielten, sind geneigt, *H. zschokkei* Gurley und *H. salminicola* Ward zu identifizieren. Damit würde *H. zschokkei* zu einem allgemeinen Salmonidenschmarotzer.

Henneguya zschokkei Gurley bildet umfangreiche Cysten unter der Haut und im intermuskulären Bindegewebe der von ihr befallenen Fische. Die Länge der Sporenkapseln kann nicht selten 35 mm, ihre Breite 18 mm betragen. In einem Wirt wurden bis 90 der durch Grösse, Zahl und Sitz auffallenden Cysten gezählt. Ueberall, wo der Parasit auftritt, verursacht er unter den Felchen schwere Epidemien, die besonders im Frühjahr zahlreiche Opfer fordern (Schweiz, Norddeutschland, Russland, Finnland, Skandinavien).

In seinem Vorkommen auf Coregonen beschränkt zu sein,

scheint auch die Myxosporidie *Myxobolus sphaeralis*. Sie siedelt sich in der Kiemenschleimhaut ihrer Wirte an und zwar oft in solchen Mengen, dass die Branchien durch die tausende von Schmarotzern grau gefärbt werden. Angaben darüber finden sich bei AUERBACH (4) und GURLEY (44, 45) und betreffen Coregonen des Genfersees, des Bodensees und norddeutscher Gewässer.

Neben *Myxobolus sphaeralis* soll auf denselben Wirten noch eine zweite, nicht näher beschriebene Art derselben Gattung leben, die sich durch abweichende Cystengrösse und abweichenden Bau der Sporen auszeichnet.

In die biologische Gruppe der Salmonidenparasiten im engeren Sinn (Coregonen) gehören auch eine Anzahl auf den Kiemen und auf der Haut schmarotzende Krebse. Einige scheinen auf die Gattung *Coregonus* beschränkt zu sein. So beschreibt BAUMANN (7, 8) unter dem Namen *Achtheres coregoni* n. sp. einen parasitischen Copepoden von den Flossen von *Coregonus wartmanni alpinus* Fatio aus dem Thunersee und von *C. wartmanni dolosus* Fatio aus dem Zürichsee. Aehnlich lebt *Basanistes coregoni* Neresh. auf den Kiemen von Blaufelchen und Gangfisch des Bodensees *(C. wartmanni coeruleus* Fatio und *C. macrophthalmus* Nüsslin) (vergl. NERESHEIMER 115). BAUMANN (7, 8) fand denselben Parasiten mit *Ergasilus surbecki* Baum. vergesellschaftet auf *Coregonus wartmanni compactus* Fatio des Zugersees.

BAUMANN beschrieb unter dem Namen *Ergasilus surbecki* n. sp. einen Copepoden, der auf Coregonen in der Schweiz weit verbreitet zu sein scheint und durch sein massenhaftes Auftreten schwere Epidemieen verursacht. Solche Felchenkrankheiten wurden im Zugersee an *C. wartmanni compactus* Fat. und an Coregonen ostschweizerischer Gewässer beobachtet. Der Parasit lebt auch an *C. albula* des Nordens. Die Zahl der Exemplare der Schmarotzer an einem Fisch steigt bis gegen 300 an. Um einen reinen Salmonidenparasiten handelt es sich indessen bei *Ergasilus surbecki* Baum. nicht; NERESHEIMER (115) meldet denselben Gast von mehreren anderen Wirten (siehe auch HEITZ 47, und HOFER 49).

Endlich fügt sich in die Reihe der nur bei lachsartigen Fischen schmarotzenden Krebse *Argulus coregoni* Thorell ein. Er findet sich auf der Haut und auf den Flossen von Lachsen und besonders von Aeschen, Forellen und Felchen. Ein Fund, etwas unsicherer Art, bezieht sich auf den Zander *(Lucioperca sandra)*.

Zu der mannigfaltigen Gruppe der für alle lachsartigen Fische durchaus bezeichnenden Parasiten zählen zwei Arten der Gattung *Eubothrium: E. crassum* (Bloch) und *E. salvelini* (Schrank). Sie kommen in den Salmoniden regelmässig und meistens auch in grossen Individuenzahlen vor, während sie in anderen Fischen viel seltener sind und oft nur den Eindruck verirrter Schmarotzer machen.

Eubothrium crassum ist über die ganze Erde verbreitet, soweit es überhaupt Lachse gibt. Der Wurm fehlt kaum in einem Salmonidenindividuum (Braun 19). Besonders bevorzugte Wirte sind *Salmo salar*, *S. umbla*, *Trutta lacustris*, *Tr. trutta*, *Thymallus vulgaris*. Als geographisch extreme Fundorte seien genannt das regelmässige Vorkommen des Cestoden in den wandernden und nicht wandernden Salmoniden von Kamtschaka (Zschokke u. Heitz 214), sein Auftreten in *Salmo caspius* des Kaspischen Meeres und seine weite Verbreitung in nordamerikanischen Forellen (Linton 86). Largaiolli (71) kennt den Parasiten aus *Salmo carpio* des Gardasees, Linstow (82) von der Murmanküste, aus dem Baikalsee und der Dwina. In den Wirtskreis von *Eubothrium crassum* gehören auch die Coregonen von Skandinavien, Finnland, Norddeutschland und der Schweiz.

Ausser in Salmoniden findet sich *Eubothrium crassum* gelegentlich in anderen Fischen des Süsswassers und auch des Meeres. Doch zählen von mehr als zwanzig bekannten Wirten sechzehn zu den lachsartigen Fischen. Die übrigen Funde bedürfen zum Teil noch dringend der Bestätigung. Das Procercoid von *Eubothrium crassum* lebt in der Leibeshöhle von *Cyclops*-Arten, das Plerocercoid in Speisefischen *(Perca)* (vergl. Fuhrmann 40).

Eine fast ebenso weite Verbreitung in Salmoniden scheint *Eubothrium salvelini* (Schrank) zu geniessen. Nybelin (118) nennt den Wurm vor allem als Schmarotzer von *Salmo alpinus*, *Osmerus*, *Thymallus* und von zahlreichen nordischen Angehörigen der Gattung *Coregonus*. Dazu kommt seine häufige Gegenwart in den verschiedenen Salmoniden der Schweiz. Ausserhalb der lachsartigen Fische ist der Parasit unbekannt.

Ein in seiner faunistischen Verbreitung streng auf die Salmoniden beschränkter Parasit ist *Ichthyotaenia longicollis* Rud. Verschiedene Autoren (v. Linstow 81; Mühling 112, 113; Lühe 96; Zschokke 202; Fuhrmann 32; Voigt und Zacharias 179) kennen den

Cestoden als regelmässig und massenhaft auftretenden Schmarotzer von *Trutta lacustris*, *T. trutta*, *Salmo salvelinus*, *Thymallus vulgaris*, *Osmerus eperlanus*. Zu dieser Liste gesellen sich die verschiedensten Coregonen der Schweizer Seen und des skandinavischen und deutschen Nordens. Sogar in *Coregonus lavaretus* des Weissen Meeres wird, nach v. Linstow (83), der Wurm nicht vermisst. Der Kontrolle bedürfen die Bestimmungen, welche *Ichthyotaenia longicollis* als Parasiten anderer, nicht lachsartiger Fische anführen. *Lota*, *Esox*, *Perca* und verschiedene Cypriniden haben höchstens als zufällige Wirte zu gelten.

Zu den Salmonidenparasiten im beschränkten Sinne ist die mit *Ichthyotaenia longicollis* nahe verwandte *Ichthyotaenia fallax* zu rechnen. Sie parasitiert nach Nufer (117) in allen Coregonenarten des Vierwaldstättersees, nach La Rue (72) in *Coregonus lavaretus*, nach Fuhrmann (38) in *Coregonus schinzi fera* des Genfersees und *Coregonus wartmanni alpinus* des Thunersees. Auch in *Salmo salvelinus* ist der Cestode beobachtet worden. Doch kann er als fast ausschliesslicher Felchenschmarotzer aufgefasst werden.

Der ectoparasitische Trematode *Discocotyle sagittatum* Dies. (= *Octobothrium sagittatum* F. S. Leuck.) befällt ausschliesslich die Kiemen von Salmoniden und ganz besonders von Forellen *(Trutta lacustris* und *T. iridea)*. Gelegentlich stellen sich, nach Gaschott (218), auf einer Forellenbranchie hunderte von Exemplaren des Schmarotzers ein. Largariolli (71) meldet den Schädling von den Forellen des Gardasees. Der Wurm lebt auch auf *Thymallus* und auf manchen Coregonenarten verschiedener Herkunft (Schweiz, Finnland, Deutschland), wie sich aus den vorhergehenden Zusammenstellungen ergibt. Dagegen scheinen die Angaben vom Vorkommen auf marinen Fischen und auf Crustaceen sehr unsicher zu sein.

Von den entoparasitischen Trematoden ist *Crepidostomum farionis* (O. F. M.) nur Gast von Salmoniden. Er füllt oft in grossen Mengen den Darm der Bachforellen (Gaschott 218, Blanchard 14), kommt aber auch nicht selten in *Thymallus vexillifer*, *Salmo salvelinus*, *Trutta trutta* vor. Olsson (124) sammelte den Wurm in schwedischen Coregonen, *Coregonus oxyrhynchus* und *C. lavaretus*. Ausser in lachsartigen Fischen ist *Crepidostomum farionis* nirgends gefunden worden. Der Trematode ist somit ein echter Salmonidenparasit.

Auch die Nematoden liefern den Salmoniden einige typische Schmarotzer.

Ascaris obtusocaudata Rud. lebt im Darm und Magen der verschiedenen Arten der Gattung *Trutta* und kommt ausserdem häufig in *Coregonus oxyrhynchus* Cuv. und *C. wartmanni* Cuv. vor. Aus anderen Fischen ist der Wurm nicht bekannt.

Ebenso eng beschränkt sich der Wirtskreis der Vertreter der Gattung *Ancyracanthus*. Es ist, nach Wülker (195) ein ausschliesslich in Salmoniden parasitierendes Genus. *Ancryacanthus cystidicola* Rud. parasitiert in der Schwimmblase und dem Oesophag zahlreicher Lachsartiger. Besonders tritt er im Schnäpel *(Coregonus oxyrhynchus)* auf. Aber auch in *Coregonus muksum* Pall. des Jenissei fehlt er, nach v. Linstow (83), nicht. Sein Auftreten macht den Eindruck eines zufälligen Vorkommens. Auch die verwandte Art, *Ancyracanthus impar* Schneid., ist ein Schwimmblasenparasit lachsartiger Fische. Er scheint die Angehörigen der Gattung *Coregonus* als Wirte zu bevorzugen und zwar sowohl in der Schweiz als auch im Norden *(Coregonus fera* Jur., *C. lavaretus* L., *C. albula* L.). Daneben ist der Nematode aus der Blase von Schnäpel und Forelle bekannt. Ausnahmsweise sucht er auch *Gasterosteus aculeatus* auf. v. Linstow (83), Zschokke und Heitz (214) fanden *Ancyracanthus impar* in sehr grosser Zahl im pazifischen Lachs, *Oncorhynchus malma*, von Kamtschaka. Dass die nordamerikanischen Coregonen von einer besonderen Art von *Ancyracanthus* bewohnt werden, wurde an anderer Stelle dieser Arbeit erwähnt (*A. serratus* Wright).

Die Gruppe der echten Salmonidenschmarotzer ist nach Zahl der Arten und nach systematischer Stellung derselben eine recht umfangreiche. Das Hauptgewicht besitzen in ihr die Cestoden.

b) Parasiten von Coregonen, die zugleich zahlreichste und systematisch sehr verschiedene Meer- und Süsswasserfische aufsuchen.

Als Beispiele dieser artenreichen, in der Auswahl der Wirte wenig wählerischen Parasitengruppe mögen gelten:

Pomphorhynchus laevis (Westr.).
Acanthocephalus lucii (O. F. M.).
» *anguillae* (O. F. M.).

Echinorhynchus clavula Duj.
» *salmonis* (O. F. M.).
Cucullanus elegans Zeder.
Diplostomum volvens v. Nordm.
Tylodelphis clavata v. Nordm.
Dactylogyrus spec.
Ichthyotaenia percae (O. F. M.).
Cyathocephalus truncatus (Pall.).
Triaenophorus nodulosus Rud.
» *crassus* Forel.
Diphyllobothrium latum (L.).
Ergasilus sieboldi v. Nordm.
» *surbecki* Baum.

Ueber die Verbreitung von *Pomphorhynchus laevis* berichten André (2) und Lühe (97). Der erstgenannte Autor kennt den Schmarotzer in der Schweiz aus zahlreichen Wirten. Darunter finden sich wandernde und nicht wandernde Fische. Er ist häufig bei Salmoniden und Cypriniden und kommt bei *Lota*, *Silurus*, *Anguilla*, *Esox*, *Perca*, *Lucioperca*, *Acerina*, *Cottus*, *Salmo* vor. Aehnliches meldet Lühe (97). Doch bedürfen manche Angaben, besonders über das Vorkommen von *Pomphorhynchus laevis* in Meerfischen, noch der Bestätigung. In Coregoniden scheint der Kratzer, wenn nicht häufig, so doch weit verbreitet zu sein. Man kennt ihn aus den Coregonen des Genfersees, ebensowohl als aus denjenigen des Ob in Sibirien (v. Linstow 83).

Die weite Verbreitung von *Pomphorhynchus laevis* deckt sich mit dem allgemeinen Vorkommen seiner Wirte und Zwischenwirte. Als erster Zwischenträger dient der überall gemeine Flohkrebs, *Gammarus pulex*; das zweite Larvenstadium wird in kleinen Speisefischen, meistens Cypriniden, erreicht (Gaschott).

Aehnliches lässt sich über Vorkommen und Verbreitung von *Acanthocephalus lucii* (O. F. M.) sagen, der durch die Wasserassel, *Asellus aquaticus*, auf eine Menge von Süsswasserfischen übertragen wird und häufiger als *Pomphorhynchus laevis* in Coregonenarten der verschiedensten geographischen Bezirke auftritt. In Meerfischen scheint der Parasit nicht zu gedeihen. Aufschluss über das faunistische Vorkommen, besonders auch in Coregonen, geben André (2), Heitz (47), Kulmatycki (67), Lühe (97), Schneider (140). In zahlreichen mitteleuropaïschen Süsswasserfischen, vor allem in Cypriniden, schmarotzt der für *Coregonus lavaretus*

verzeichnete *Acanthocephalus anguillae* (O. F. M.). *Echinorhynchus clavula* Duj. befällt einige Meerfische und zahlreiche verschiedenartige Süsswasserbewohner *(Trutta lacustris*, *Abramis*, *Cyprinus*, *Perca*, *Esox*, *Lota*, *Anguilla)*. In Finnland wurde der Parasit in *Coregonus* gefunden.

Auch *Echinorhynchus salmonis* O. F. M. sucht Gadiden und Pleuronectiden auf. Er bewohnt weiter recht regelmässig die Salmoniden, wie *Salmo salar*, *Trutta lacustris*, *Osmerus eperlanus* und die nordischen Coregonen *C. lavaretus* L. und *C. albula* L. und fehlt nicht im Hecht, Aal und Barsch.

Weite Verbreitung über Süsswasser-und Wanderfische kommt dem Nematoden *Cucullanus elegans* Zeder zu. Seine Wirte sind verschiedenster systematischer Stellung. Auch in dem marinen *Labrax lupus* soll der Wurm gefunden worden sein. Als Zwischenträger dienen die Wasserassel, *Asellus aquaticus*, und *Cyclops quadricornis*.

Unter den über einen weiten und systematisch ziemlich heterogenen Wirtskreis verbreiteten Cestoden verdient Erwähnung die eigentümliche Form *Cyathocephalus truncatus* (Pall.). Er bevorzugt Salmoniden und bringt durch sein massenhaftes Auftreten in Forellen und Saiblingen nicht selten Epidemien hervor. Darüber berichtet aus Skandinavien Huitfeldt-Kaas (56). Aehnliches meldet Wisniewski (192) aus Bosnien und Nybelin aus Schweden (118). Aber auch in den Coregonen der verschiedensten geographischen Bezirke ist der Cestode häufig und weit verbreitet (Russland, Skandinavien, Nordamerika, Finnland, Norddeutschland). Zzchokke und Heitz (214) fanden den Schmarotzer in *Salvelinus malma* aus Kamtschaka. Doch verdient *Cyathocephalus truncatus* nicht die Bezeichnung eines ausschliesslichen Salmoniden-Schmarotzers. Vielfach bestätigte Angaben nennen ihn aus *Esox*, *Lucioperca*, *Perca*, *Lota* verschiedenster Bezirke. Marinen Fischen scheint er zu fehlen. Im allgemeinen darf *Cyathocephalus* als Parasit räuberischer Fische von Seen sowohl als von Flüssen betrachtet werden. Im Norden nimmt seine Häufigkeit etwas zu. Als Zwischenwirt benützt *Cyathocephalus* den weitverbreiteten Flohkrebs, *Gammarus pulex* und nahe verwandte Formen *(G. spinicaudatus* Schäf. und *G. bosniacus* Schäf., nach Wisniewski, 192).

Eine ziemlich heterogene Wirtsliste besitzen auch die plero-

cercoiden Larven des im reifen Kettenzustand im Menschen lebenden *Diphyllobothrium latum* (L.). Sie suchen Süsswasserfische auf, neben *Perca*, *Esox* und *Lota*, die Salmoniden *Trutta lacustris*, *Thymallus vulgaris* und einige Coregoniden der Schweiz und von Norddeutschland (Schor 146).

Weiter liefern gute Beispiele für das Vorkommen desselben Parasiten in systematisch verschiedenen Wirten die zwei bekannten Arten der Gattung *Triaenophorus*. Erwachsen sind beide Species, *T. nodulosus* Rud. und *T. crassus* Forel im Hecht häufig und zahlreich. Darüber liegen Angaben vor von Forel (28), Fuhrmann (37), Lunel (99), Scheuring (135-137) aus der Schweiz und aus Süddeutschland, aus Skandinavien von Olsson (122-126), Lönnberg (89) und Huitfeldt-Kaas (56). Neben dem Hecht sucht *Triaenophorus* zahlreichste andere Süsswasserfische auf. So kennt Scheuring (136, 137) *T. nodulosus* von zwanzig verschiedenen Fischarten; Jäärskelainen (216) erwähnt ihn aus sieben Fischen des Ladogasees und Braun (19) bemerkt, dass der Wurm fast in jedem Individuum von Raubfischen lebe. Mola (107) fand ihn sogar in dem omnivoren *Cottus gobio*.

Fast ebenso zahlreich wie die Wirte der geschlechtsreifen Strobila sind die Träger der in der Muskulatur, in der Leber und im Mesenterium eingekapselten plerocercoiden Larven von *Triaenophorus*. Fuhrmann (40) und Scheuring (137) verzeichnen als solche 34 Arten von Süsswasserfischen. In den weiten Kreis dieser Zwischenwirte gehören neben *Trutta lacustris*, *Thymallus*, *Lota*, *Osmerus*, *Perca*, *Esox*, *Anguilla*, eine Reihe von Coregonen aus dem Norden und aus der Schweiz. Wir erwähnen *C. albula* und *C. lavaretus* für Finnland und Skandinavien (Luther 101; Olsson 125), *C. wartmanni nobilis* F., *C. exiguus albellus* F., *C. schinzii helveticus* F., *C. wartmanni alpinus* Fat. aus der Schweiz. Aus Bayern meldet Scheuring (137) das Plerocercoid von *Triaenophorus crassus* als gar nicht selten in der Muskulatur der Schweberenke der grösseren Alpenrandseen.

Ueber das Vorkommen der zwei *Triaenophorus*-Arten in Nordamerika berichten Cooper (23) und Hjortland (48). Beide Species scheinen nicht selten zu sein. Als Zwischenwirt kommt *Leucichthys tullibee*, ein Planktonfresser, als Hauptwirt besonders der Hecht in Betracht.

Ueber die Entwicklung von *Triaenophorus* geben die Arbeiten

von JANICKI (57), GASCHOTT (218) und neuerdings MICHAJLOW (105) Auskunft. Als erster Zwischenwirt dienen Planktoncopepoden, besonders der weit verbreitete und massenhaft auftretende *Cyclops strenuus*, während das zweite Larvenstadium, wie gezeigt wurde, in der Muskulatur der verschiedensten Süsswasserfische lebt. Durch die weite Verbreitung der Zwischenwirte erklärt sich das überall häufige Auftreten des Parasiten.

Zu den über sehr verschiedene Wirte verbreiteten Cestoden zählt endlich die Fischtaenie *Ichthyotaenia percae* (O. F. M.). LÜHE (96) kennt sie als Bewohner des Darmes von Raubfischen (*Perca*, *Acerina*, *Lota*, *Esox*, *Salmo salvelinus*, *Gasterosteus*), und auch FUHRMANN, (33) und LA RUE (72) wissen von Wirten zu berichten, die Bodentiere und kleine Fische verzehren. Die Taenie ist aber auch häufig in *Coregonus lavaretus* des finnischen Busens (SCHNEIDER 140), in schwedischen und norddeutschen Coregonen und in den Coregonen mancher Schweizer Seen (Genfer-, Neuenburger-, Bodensee u.a.m.). Sie erfüllt den Darm des Wirtstieres oft in dicht geknäuelten Mengen.

Zu den über die verschiedensten Fische des süssen und auch des salzigen Wassers verbreiteten Parasiten zählen Vertreter der auf den Kiemen schmarotzenden Gattung *Dactylogyrus*. Bevorzugt werden Cypriniden; doch führen KULWIEC (68) und SAINT-REMY (132) auch *Perca*, *Acerina*, *Silurus*, *Thymallus* und daneben zahlreiche Meerfische als Wirte an. Eine Art lebt auf den Kiemen von *Coregonus lavaretus* in Schweden.

Auch die verwandte Form *Gyrodactylus* befällt vor allem die Kiemen karpfenartiger Fische, ohne auf zahlreichen anderen Wirten des Süss-und Salzwassers zu fehlen. Der Parasit ist biologisch äusserst anpassungsfähig. Er siedelt sich nach KATHARINER (61) sogar auf Cypriniden warmer Mineralquellen in der nördlichen Sahara an.

Endlich seien in diesem Zusammenhang die larvären Trematoden des Fischauges *Diplostomum volvens* v. Nordm. und *Tylodelphis clavata* v. Nordm. erwähnt. Beide parasitieren in Cypriniden, Perciden und in *Lota*. *Diplostomum* wird als *Hemistomum spathaceum* (Rud.) im Dünndarm verschiedener Mövenarten reif.

Die Reihe der zahlreichste und verschiedenste Wirte befallenden Schmarotzer sollen die zwei unter sich nahe verwandten Copepoden *Ergasilus sieboldi* v. Nordm. und *Ergasilus surbecki* Baum.

beschliessen. Sie leben hauptsächlich auf Süsswasserfischen, ohne in der Ostsee zu fehlen.

Ergasilus sieboldi v. Nordm. wohnt nach NUFER (117) z. B. auf 19 Fischarten des Vierwaldstättersees. Er siedelt sich nicht häufig auf den Kiemen der Forellen an und parasitiert auch auf Felchen der Schweiz und Norddeutschlands.

c) In marinen Fischen verbreitete Parasiten, die auch in Coregonen vorkommen.

Zu dieser biologisch anpassungsfähigen Gruppe zählen:

Echinorhynchus gadi (O. F. M.).
Corynosoma: 2 Arten.
Cryptobothrium longicolle van Bened.
Derogenes varicus (O. F. M.).

Marinen Ursprungs ist *Echinorhynchus gadi* O. F. M. Er befällt Fische der nordeuropäischen Meere, besonders Gadiden und Pleuronectiden, und wird durch Wanderfische etwa in das Süsswasser verschleppt *(Acipenser sturio)*. Im Gadiden des süssen Wassers, *Lota lota*, wurde er mit Sicherheit nur im finnischen Busen der Ostsee nachgewiesen. Er scheint sich in skandinavischen und finnischen Coregonen einzustellen.

Nicht ganz abgeklärt ist die Frage des Vorkommens und der Verbreitung der beiden oft verwechselten Vertreter der Gattung *Corynosoma: C. strumosum* (Rud.) und *C. semerme* (Forsell). Doch steht fest, dass beide erwachsen im Darm von fischfressenden Warmblütern — Seehunde und Seevögel — leben, das Larvenstadium aber im Mesenterium von Fischen durchlaufen. Bevorzugt werden zahlreiche Meerfische, doch werden auch Funde aus Wanderfischen und reinen Süsswasserfischen gemeldet. Darunter befinden sich einige nordische Coregonen *(Coregonus lavaretus)*. LÜHE (97) nennt die Gattung *Corynosoma* « fast ganz marin ». Doch sind Verirrungen in sehr verschiedenartige Wirte häufig. Zu diesem zufälligen Auftreten dürfte auch das Vorkommen in Coregonen zu rechnen sein.

Mit zahlreichen nordischen Meerfischen teilt *Coregonus maraena* (Bloch) den Trematoden *Derogenes varicus* (O. F. M.). Der Schmarotzer wird auch durch Lachs und Stör weit in die Ströme hinauf

verschleppt. Es ist bezeichnend, dass die an der Grenze von Süsswasser und Meerwasser lebenden *Coregonus*-Arten von ihm befallen werden. So wurde er gefunden in Skandinavien und Finnland. Er wird wohl eine marine Bereicherung der Schmarotzerfauna der Coregoniden darstellen.

Endlich dürfte *Cryptobothrium longicolle* van Bened., das aus *Coregonus* angeführt wird, marinen Ursprungs sein. Zu diesem Schluss berechtigen Bau und systematische Stellung des Schmarotzers.

Marine Parasiten beschränken sich somit fast ausschliesslich auf Coregonen des Nordens, die im süssen und im salzigen Wasser leben können.

d) **Verirrte Parasiten.**

Zu dieser kleinen Gruppe zählen Schmarotzer, die regelmässig in anderen Süsswasserfischen und Wanderfischen vorkommen, gelegentlich aber auch als « Irrgäste » in Coregonen getroffen werden. Ihre Zahl ist klein; sie mögen in folgender Zusammenstellung mit ihren typischen Wirten genannt werden:

Ligula intestinalis (L.): Cypriniden.
Ichthyotaenia torulosa (Batsch): Cypriniden.
Diplozoon paradoxum v. Nordm.: Kiemen von Cypriniden.
Hemiurus appendiculatus (Rud.): Alosa.
Dacnitis sphaerocephala Duj.: Acipenser sturio.

Zu der Gruppe der in Coregonen nur zufällig vorkommenden, « verirrten » Schmarotzer muss vor allem die Cestodenlarve *Ligula intestinalis* (L.) gerechnet werden. Sie bewohnt regelmässig und in weiter Verbreitung die Leibeshöhle zahlreichster karpfenartiger Fische und ist gelegentlich auch bei *Esox*, *Cobitis*, *Perca*, *Silurus*, *Lota*, *Petromyzon*, *Lucioperca* und *Salmo salvelinus* gefunden worden. In der Schweiz kennt man den Wurm aus *Coregonus schinzii fera* Fat. des Genfersees; er kommt aber zur Seltenheit auch in *C. wartmanni* Bl. und *C. albula* vor. Der Kreis der zufälligen Wirte der Larve von *Ligula intestinalis* (L.) ist also ein recht weiter und heterogener. Das Procercoid entwickelt sich in Planktoncopepoden, nach Janicki (58) vor allem in dem weit verbreiteten *Diaptomus gracilis*.

Als zufällig in Coregonen verirrter Parasit könnte auch *Hemiurus appendiculatus* angesehen werden, der sonst die Vertreter der

Gattung *Alosa* charakterisiert und von ihnen auf der Wanderung weit in die Flüsse hinauf getragen wird.

Auch der Nematode *Dacnitis sphaerocephala* Duj. dürfte in den Coregonen finnischer Gewässer ein «verirrter» Parasit sein. Gewöhnlich bewohnt er den Darm des Störs *(Acipenser sturio)*.

Ichthyotaenia torulosa infiziert im ausgewachsenen Zustand fast ausschliesslich karpfenartige Fische und benützt als Zwischenträger die Copepoden *Cyclops strenuus*, *C. serrulatus* und *Diaptomus castor* (Zunker 215, Gruber 43, Wagner 182-184). Ihr Vorkommen in *Coregonus wartmanni coeruleus* Fat. des Bodensees, *C. asperi maraenoides* Fat. des Zürichsees, *C. schinzii fera* Fat. des Genfersees, *C. exiguus albellus* Fat. des Vierwaldstättersees bedarf neuer Bestätigung, um als sicher gelten zu können. Verirrt soll sich der Cestode auch etwa in *Lota* finden.

Ein sehr verbreiteter Schmarotzer der karpfenartigen Fische ist das auf den Kiemen wohnende *Diplozoon paradoxum* v. Nordm. Er verirrt sich etwa auf *Lota lota*, *Cottus gobio* und, wie gezeigt wurde, auf Coregonen schweizerischer Seen.

V. ZEITLICHE UND OERTLICHE HERKUNFT UND ENTSTEHUNG DER PARASITENFAUNA VON COREGONUS.

Die vier faunistisch und biologisch charakterisierten Gruppen von Helminthen, die sich zur Gesamtparasitenfauna der Gattung *Coregonus* zusammenfügen, weisen auch in ihrer geographischen Verbreitung deutliche Unterschiede auf.

Die echten Salmonidenschmarotzer finden sich in den verschiedensten, oft weit auseinander liegenden Wohnbezirken der Coregoniden. Mehrere begleiten ihre Wirte in alle von ihnen besetzten Räume. Besonders regelmässig treten sie indessen im Norden auf.

Aehnliches gilt für die auch in anderen Fischen des Süsswassers und teilweise zugleich des Meeres lebenden Parasiten. Diese kaum an bestimmte Wirte gebundenen Würmer kommen überall in Vertretern der Gattung *Coregonus* vor. Aber auch sie sind im Norden häufiger als am Alpenrand.

Anders verhalten sich die beiden anderen Gruppen. Ausschliesslich marine Parasiten leben nur in Coregonen aus dem Umkreis der Ostsee, wo manche Felchen wechselweise Salzwasser und Süsswasser bewohnen können, oder ihren Aufenthalt zwischen beiden Medien als Wanderfische regelmässig ändern.

Die in Coregonen zufällig verirrten Parasiten aus anderen Süsswasserfischen, vor allem aus Cypriniden, endlich sind besonders aus den Felchen der Seen des nördlichen Alpenrandes bekannt, ohne im Norden indessen ganz zu fehlen. Sie sind also charakteristisch für Coregoniden, die eine sekundäre Heimat bewohnen.

Die Vermutung liegt nahe, dass der örtlichen Verschiedenheit der Coregonenparasiten auch eine zeitliche entspreche, dass sich in der Zusammensetzung der Schmarotzerfauna die Geschichte der Gattung *Coregonus* wiederspiegele. Nicht nur biologische Faktoren, sondern zugleich auch historische würden also auf die Gestaltung des Schmarotzerbestandes wirken.

Man könnte annehmen, dass die Salmonidenschmarotzer die ursprüngliche Schmarotzerfauna der Coregonen ausmachten. Diesen Bestand besassen die Felchen präglacial in ihrer nordischen Heimat. Sie brachten ihn nach Süden mit, als sie glacial oder postglacial bis an den Alpenrand wanderten. Für die Auffassung spricht die heutige weite Verbreitung der typischen Salmonidenparasiten in den Coregonen der verschiedensten Wohnbezirke, ihr regelmässiges Erscheinen und besonders ihr an Zahl von Individuen und von Arten so starkes Auftreten im Norden, also in der ursprünglichen Heimat ihrer Wirte.

Zu diesem alten salmonidenhaften Grundstock der Coregonenparasiten gesellten sich im Umkreis des baltischen Meeres, begünstigt durch die Lebensweise der dortigen Felchen, rein marine Schmarotzer, am meerfernen Alpenrand dagegen manche aus anderen Süsswasserfischen verirrte Parasiten.

Wann und woher die Schmarotzer zahlreicher Süsswasser- und Meerfische, die allgemein verbreitet sind, in die Coregonen ihren Einzug hielten, lässt sich heute mit einiger Sicherheit nicht mehr bestimmen. Die Schmarotzerfauna der Coregonen erscheint so in ihrem heutigen Bestand als das Resultat einer langen und wechselreichen historischen Entwicklung.

Es bleibt noch die Frage zu erörtern übrig, ob nicht ein Teil der Coregonenparasiten in den sekundären Wohnbezirken als

Glacialrelikte angesprochen werden könnten, mit demselben Recht, wie die sie beherbergenden Fische. Beide, Wirt und Gast, wären zur Glacialzeit in die mitteleuropäischen Wohnorte miteinander gelangt und hätten sich, soweit die Lebensbedingungen günstig blieben, dauernd dort gehalten.

Dadurch würde die grosse Aehnlichkeit der Parasitenfauna der verschiedenen weitgetrennten Coregonengebiete, auf die ausdrücklich hingewiesen wurde, eine Erklärung finden.

Baumann (7, 8) betont, dass der parasitische Copepode *Ergasilus surbecki* der schweizerischen Felchen, wie Freidenfeldt (217) zeigte, auch auf Fischen der Ostsee und schwedischer Binnengewässer häufig sei. Für andere parasitische Krebse, *Basanistes coregoni* und *Achtheres coregoni* liegen keine ähnlichen Beobachtungen vor, wenn auch verwandte Arten auf anderen Kaltwasserfischen parasitieren. *Diphyllobothrium latum* (L.), der breite Bandwurm des Menschen, der unter anderen Süsswasserfischen auch Felchen als Zwischenwirte aufsucht und geographisch in der Schweiz und im baltischen Norden Verbreitungszentren besitzt, ist am Alpenrand ebenfalls als « Glacialrelikt » angerufen wurden. Auch der Bandwurm *Triaenophorus crassus* Forel ist als eine ursprünglich nordische Art betrachtet worden, die glacial mit den einwandernden Fischen nach dem Alpenrand verschleppt wurde und sich im Norden und am Alpenrand als Larve und als reifer Kettenwurm bis heute hielt. Seit indessen die weite Verbreitung von *Triaenophorus crassus* Forel in Mitteleuropa bekannt geworden ist, hat seine Deutung als Glacialrelikt in den Alpenseen an Wahrscheinlichkeit viel eingebüsst (Michajlew 105).

Auch der Nematode *Ancyracanthus impar* zeigt eine den « Glacialrelikten » eigene geographische Verbreitung. Er kommt fast auschliesslich in Coregonen der Seen des nördlichen Alpenrandes und des Balticums vor.

Von der Myxosporidie *Henneguya zschokkei* wird vielfach angenommen, dass sie durch den wandernden Lachs in das Rheingebiet der Schweiz verschleppt worden sei. Doch ist daran zu erinnern, dass dieser reine Felchenschmarotzer auch in dem nicht im Bereich der Lachswanderung liegenden Donau- und Rhonegebiet häufig ist. Vielleicht ist es näher liegend anzunehmen, dass *Henneguya* bereits ein Parasit der Coregonen in der nordischen Urheimat war und erst mit den glacialen Wanderungen weiter verbreitet wurde, oder dass

sie durch künstlichen Einsatz nordischer Coregonen in die Alpenrandseen ihre heutige Verbreitung erhielt.

Eine Tatsache bleibt indessen bestehen, die überaus grosse Aehnlichkeit der Parasitenfauna der Coregonen in den nordischen Gewässern und in den Schweizer Seen. Das haben besonders auch Zschokke und Heitz (214) hervorgehoben.

Nach unserer Zusammenstellung beherbergen die Coregonen von Skandinavien und Finnland 25 Arten von parasitischen Würmern, diejenigen aus den nordalpinen Randseen 21 Arten. Davon sind zwölf Arten beiden Gebieten gemeinsam. Es handelt sich in der Mehrzahl um echte Schmarotzer der Salmoniden und speziell der Felchen *(Ichthyotaenia longicollis, Ich. percae, Diphyllobothrium latum, Eubothrium crassum, E. salvelini, Cyathocephalus truncatus, Triaenophorus nodulosus, Tr. crassus, Discocotyle sagittatum, Crepidostomum farionis, Ancyracanthus impar, Echinorhynchus salmonis)*.

In beiden Bezirken kommen noch eine Anzahl weit verbreiteter, nicht eng an bestimmte Wirte gebundene Parasiten dazu. Im Norden stellen sich ausserdem einige marine Elemente ein, da manche Coregonen zwischen Meer und Süsswasser regelmässig wandern. Am Alpenrand dagegen spielen die von anderern Fischen auf Salmoniden verirrten Schmarotzer eine nicht unbeträchtliche Rolle.

Angesichts dieser statistischen Resultate scheint der Gedanke an einen historischen Zusammenhang der Parasitenfauna des Nordens und des Alpenrandes nicht ohne weiteres abzulehnen zu sein. Zum gemeinsamen Stammbesitz wären in erster Linie die echten Salmonidenschmarotzer zu rechnen. Sie hätten ihre Wirte aus der nordischen Urheimat postglacial an ihre sekundären Wohnsitze begleitet.

VI. ZUSAMMENFASSUNG.

Die Parasitenfauna der Gattung *Coregonus* ist reich an Arten und Individuen. Ihre systematischen Komponenten sind Cestoden, Trematoden, Nematoden, Acanthocephalen, parasitische Krebse und Myxosporidien.

Sie verbreitet sich in einförmiger Zusammensetzung über das

ganze Wohngebiet der Coregonen. Wirte, die aus weit getrennten Bezirken stammen, beherbergen faunistisch denselben Parasitenbestand. Auch die zahlreichen verschiedenen Arten und Formen von *Coregonus* besitzen keine ihnen arteigenen Schmarotzer.

Die Verbreitungsgrenzen der Coregonenparasiten fallen im Allgemeinen mit denjenigen der Wirte und besonders der Zwischenwirte zusammen.

Die Parasitenfauna von *Coregonus* besteht aus vier faunistisch-biologischen Elementen:

reine Salmonidenschmarotzer;
in zahlreichen Süsswasser- und Meerfischen weitverbreitete Formen;
aus Süsswasserfischen zufällig verirrte Parasiten und
Schmarotzer mariner Fische.

Gestaltend auf den Bestand der Parasitenfauna der Coregonen wirkt in stärkstem Ausmass der Aufenthaltsort des Wirtes (Süsswasser, Brackwasser, Meer) und besonders die Quantität und Qualität seiner Nahrung. Aber auch historische Vorgänge scheinen mitzuwirken.

Wahrscheinlich besassen die Coregonen ursprünglich eine rein salmonidenhafte Schmarotzerfauna. Später, mit der Veränderung der Wohnorte und der Lebensweise des Wirtes gesellten sich zu diesem Grundstock sekundäre Elemente. Im Umkreis der Ostsee waren es hauptsächlich Schmarotzer marinen Ursprunges, in den Seen am nördlichen Alpenrand aus Süsswasserfischen verirrte Formen. So bildete sich im Laufe der Geschichte der Gattung *Coregonus* eine gewisse Mannigfaltigkeit in ihrer Parasitenfauna heraus.

Wie die Untersuchung von Coregonen der südalpinen Seen zeigt, die künstlich in ihren Wohnort eingesetzt wurden, formt sich die Parasitenfauna sehr allmählich in längeren Zeiträumen aus.

Mit *Coregonus* stimmt parasitologisch am engsten der Saibling, *Salmo salvelinus*, überein. Das entspricht der nahen systematischen Verwandtschaft beider Fische, ihrem ähnlichen Vorkommen, ihrer entsprechenden Lebensweise und ihrer Herkunft und Geschichte, denn beide sind als Glacialrelikte aufzufassen.

VII. LITERATURVERZEICHNIS.

1. André, E. *Contribution à l'étude de la faune helminthologique de la Suisse.* Rev. suisse de Zool., 25, 1917.
2. —— *Acanthocéphales.* Cat. des Invertébrés de la Suisse, 13, 1921.
3. Ariola, V. *Revisione della famiglia Bothriocephalidae s. st.* Arch. Paras., 3, 1900
4. Auerbach, M. *Die Cnidosporidien. Eine monographische Studie.* Leipzig, 1910.
5. —— *Unsere heutigen Kenntnisse über die geographische Verbreitung der Myxosporidien.* Zool. Jahrb., 30, 1911.
6. Bauer, V. *Bericht über die statistischen Feststellungen während des Blaufelchenlaichfanges im Dezember 1921.* Allg. Fisch. Ztg., 1923.
7. Baumann, F. *Parasitische Copepoden auf Coregonen.* Zool. Anz., 40, 1912.
8. —— *Parasitische Copepoden auf Coregonen.* Rev. suisse de Zool., 21, 1913.
9. Barbieri, C. *Ueber eine neue Species der Gattung Ichthyotaenia und ihre Verbreitungsweise.* Ctbl. Bakt., 1, 49, 1909.
10. Bellingham, O'Bryen. *Catalogue of Irish Entozoa with Observations.* Ann. and Mag. of Nat. Hist., 14, 1844.
11. Benedict, H. M. *On the Structure of two Fish Tapeworms from the Genus Proteocephalus Weinland 1858.* Journ. of Morph., 16, 1900.
12. Bettelini, A. *L'Agricoltura nel Cantone Ticino.* Lugano, 1915.
13. Bittner, H. und Sprehn, C. *Trematodes.* In: Schulze, P.: *Biologie d. Tiere Deutschlands*, 5. Lief., 27.
14. Blanchard, R. *Notices helminthologiques.* Bull. Soc. zool. France, 1891.
15. Braun, H. *Untersuchungen an Blaufelchen des Bodensees während der Laichzeit.* Schweiz. Fisch. Ztg., 31, 1922.
16. Braun, M. *Entwicklungsgeschichte des breiten Bandwurmes.* Würzburg, 1883.
17. —— Referat über: Ludwig, H.: *Die Myxosporidienkrankheit der Barben in der Mosel.* Ctbl. Bakt., 6, 1889.
18. —— *Verzeichnis von Eingeweidewürmern aus Mecklenburg.* Arch. Frde. Naturg. in Mecklenburg, 1891.

19. BRAUN, M. *Cestodes.* Bronns Klassen u. Ordnungen d. Tierreiches, 4, 1894-1900.

20. CHAVANNES. *Observations sur les larves de distomes trouvées sur le Coregonus fera.* Bull. Soc. vaud. Sc. Nat., 3, 1850.

21. —— *Notice sur les larves de distomes observées sur la féra.* Verh. Schweiz. Nat. Ges., Glarus, 1851.

22. COHN, A. R. *An Ecological Study of Southern Fishes.* III. Biol. Monogr., 11, 1927.

23. COOPER, A. R. *North American Pseudophyllean Cestodes from Fishes.* Ibid., 4, 1918.

24. EHRSTRÖM, R. *Zur Kenntnis der Darmparasiten in Finnland.* Act. med. scand., 64, 1926.

25. EKMAN, S. *Om Torneträsks röding Siöns naturförhällanden.* Vet. och prakt. und, i Lappland, 1912.

24. FATIO, V. *Faune des Vertébrés de la Suisse.* Hist. nat. des poissons, t. II, p. 5, 1890.

27. FAUST, E. C. *Two New Proteocephalidae.* Journ. of Paras., 6, 1919.

28. FOREL, F. A. *Triaenophorus crassus du Brochet.* Bull. Soc. vaud. Sc. nat., 9, 1868.

29. —— *Le Léman.* Monogr. limn., III, 1902-1904.

30. —— *Origine de la faune des poissons du Léman.* Bull. Soc. vaud. Sc. nat., 37, 1901.

31. FORSELL, A. L. *Bidrag till Kännedom om Echinorhyncherna i Finlands Fiska.* Act. Soc. Faun. et Flor. Fenn., 27, 1905.

32. FUHRMANN, O. *Une maladie des Palées et des Bondelles dans le lac de Neuchâtel.* Bull. suisse de pêche et pisc., 1903. (Deutscher Auszug in: Schweiz. Fisch. Ztg., 11, 1903.)

33. —— *L'évolution des Ténias et en particulier de la larve des Ichthyoténias.* Arch. sc. phys. et nat., 4^{me} pér., 16, 1903.

34. —— *Recherches sur la nourriture de quelques Salmonides. (La nourriture de la Palée et de la Bondelle.)* Bull. suisse de pêche et pisc., 1905.

35. —— *La distribution faunistique et géographique des Cestodes d'oiseaux.* Bull. Soc. neuch. sc. nat., 36, 1908/09.

36. —— *Triaenophorus robustus Olsson dans les lacs de Neuchâtel et de Bienne.* Ibid., 36, 1908/09.

37. —— *Maladies de poissons.* Bull. suisse de pêche et de pisc., 1909.

38. —— *Cestodes.* In: *Catalogue des Invertébrés de la Suisse*, 17, 1926.

39. —— *Trematodes.* In: *Handbuch der Zoologie* (W. KÜKENTHAL), 1928.

40. Fuhrmann, O. *Cestoidea.* In : *Handbuch der Zoologie* (W. Kükenthal), 1931.

41. Gams, H. *Aus der Geschichte der Flora und Fauna am Bodensee.* Schr. Ver. Gesch. d. Bodensees, 53, 1924.

42. —— *Krankheiten der Forelle.* Samml. fisch. Zeitfragen, 20, 1930.

43. Gruber, A. *Ein neuer Cestodenwirt.* Zool. Anz., 1878.

44. Gurley, R. R. *On the Classification of the Myxosporidia, a Groupe of Protozoan Parasites Infesting Fishes.* Bull. U. S. Fish. Comm., 1891.

45. —— *The Myxosporidia or Psorosperms of Fishes and the Epidemies produced by them.* Rep. U. S. Comm. Fish., 1892.

46. Hausmann, L. *Ueber Trematoden der Süsswasserfische.* Rev. suisse de Zool., 5, 1897.

47. Heitz, F. A. *Salmo salar L., seine Parasitenfauna und seine Ernährung im Meer und im Süsswasser.* Arch. f. Hydr. u. Planktonk., 1917.

48. Hjortland, A. L. *On the Structure and Life History of an adult Triaenophorus robustus.* Journ. of Paras., 15, 1928.

49. Hofer, B. *Handbuch der Fischkrankheiten.* München, 1904.

50. Hofer, J. *Notizen über die Fischfauna des Kantons Tessin.* Beilage z. Schweiz. Fisch. Ztg., 3, 1895.

51. —— *Nachtrag zu den Notizen über die Fischfauna des Kantons Tessin.* Ibid., 6, 1898.

52. —— *Sporozoenkrankheiten bei Coregonen.* Ibid., 22, 1914.

53. —— *Parasiten der Winteralbeli.* Ibid., 23, 1915.

54. Huitfeldt-Kaas, H. *Fiskeribiologiske Undersökelser i Vande i Trondhjemsamterne.* Kgl. Norske Vid. Selskabs Skrift, 14, 1912.

55. —— *Ferskvandfiskenes Utbredelse og invandring i Norge.* Kristiania, 1918.

56. —— *Cyathocephalus truncatus Pall. als Ursache von Fisch-Epizootien.* Nyt. Mag. Naturv., 65, 1927.

57. Janicki, C. *Neue Studien über postembryonale Entwicklung und Wirtswechsel bei Bothriocephalen.* I. *Triaenophorus nodulosus (Pall.).* Corr. bl. Schweiz. Aerzte, 1918.

58. —— *Neue Studien über postembryonale Entwicklung und Wirtswechsel bei Bothriocephalen.* II. *Die Gattung Ligula.* Ibid., 1919.

59. Järvi, T. H. *Ueber die Arten und Formen der Coregonen s. st. in Finnland.* Act. zool. Fenn., 5, 1927.

60. —— *Die kleine Maräne, Coregonus albula L., als Zwischenwirt des Dibothriocephalus latus in den Seen Nord-Tawastlands.* Medd. Soc. Faun. et Flor. Fenn., 35.

61. Kathariner, L. *Die Gattung Gyrodactylus v. Nordm.* Arb. zool. zoot. Inst. Würzburg, 10, 1893.

62. —— *Ueber das Vorkommen von Gyrodactylus im Salzwasser*, 1899.

63. Kessler, K. *Materialien zur Kenntnis des Onegasees.* Arb. l. Vers. russ. Naturf. in St. Petersburg, 1868.

64. Kraemer, A. *Ueber den inneren Bau der Taenien der Süsswasserfische.* Zool. Anz., 1891.

65. —— *Beiträge zur Anatomie und zur Histologie der Cestoden der Süsswasserfische.* Ztschr. f. wiss. Zool., 53, 1892.

66. Kudo, R. *Studies of Myxosporidia: Synopsis of Genera and Species of Myxosporidia.* III. Biol. Monog., 5, 1919.

67. Kulmatycki, W. J. *Studien an Coregonen Polens.* Arch. d'Hydr. et d'Icht., I-II, 1926/27.

68. Kulwiec, Z. *Untersuchungen an Arten des Genus Dactylogyrus Diesing.* Bull. Acad. Pol. Cl. Sc. Math. et Nat., Ser. B, 1927.

69. Lampert, C. *Das Leben der Binnengewässer.* Leipzig, 1925.

70. Lang, K. *Faunistisch-ökologische Untersuchungen in einigen seichten oligothrophen bez. distrophen Seen in Südschweden.* Lunds Univ. Arsskr., N.F., 27, 1931.

71. Largariolli, V. *I parassiti esterni ed interni di alcune specie di pesci vivanti nel Benaco.* Ann. Alp. Tridentini, 1898.

72. La Rue, G.-L. *A Revision of the Cestode Family Proteocephalidae.* Ill. Biol. Monog. I, 1914-15.

73. Lehmann, C. *Trutta iridea, ein Wirtstier für Ergasilus sieboldi Nordm.* Zool. Anz., 69, 1926.

74. —— *Ergasilus surbecki, ein neuer Parasit für die kleine Maräne (Coregonus albula).* Schr. phys. oek. Ges. Königsberg, 1926.

75. Levander, K. M. *Om larva af Dibothriocephalus latus (L.) hos insjölax.* Medd. Faun. et Flor. Fenn., 1905/06.

76. —— *Beobachtungen über die Nahrung und die Parasiten der Fische des finnischen Meerbusens.* Finnl. hydr.-biol. Unters., 5, 1909.

77. Levander, Palmén und Luther. *Förkomsten af en Myxosporidium art i muskulaturen hos sikar.* Ibid., 24, 1901.

78. Levinson, G. M. R. *Bidrag til Kundskab om Grönlands Trematodfauna.* K. D. Vid. Selsk. Forhdl., 1881.

79. Linstow, O. v. *Compendium der Helminthologie.* Hannover, 1878.

80. —— *Nachtrag zum Compendium der Helminthologie.* Ibid., 1889.

81. —— *Ein Beitrag zur Kenntnis der Fischtaenien. Ueber den Bau und die Entwicklung von Taenia longicollis.* Jen. Ztschr. Nat., 25, N.F., 18, 1890.

82. Linstow, O. v. *Entozoa des Zoologischen Museums der Kais. Akademie der Wissenschaften in St. Petersburg.* I. Bull. Acad. Imp. Sciences, St. Petersbourg, 15, 1901.

83. —— *Id.* II. Ann. Mus. Zool. Acad. Imp. Sciences, St. Pétersbourg, 8, 1903.

84. —— *Neue Helminthen.* Ctbl. Bakt., 37, 1904.

85. —— *Parasitische Nematoden.* In: Brauer, A.: *Die Süsswasserfauna Deutschlands*, 15, 1909.

86. Linton, E. *Notes on Cestode Parasites of Fishes.* Proc. U.S. Nat. Mus., 20, 1897.

87. —— *Parasites of the Woods' Hall Region.* Bull. U.S. Fish. Comm., 1899.

88. —— *Notes on the Distribution of Entozoa of North American Marine Fishes.* Proc. Int. Zool. Congr. Boston, 1907.

89. Lönnberg, E. *Bidrag till kännedomen om i Sverige förekommende Cestoda.* Bih. K. Sc. Vet. Akad. Handl., 14, 1889.

90. —— *Anatomische Studien über skandinavische Cestoden.* Ibid., 24, 1891.

91. —— *Ueber eine neue Tetrabothrium-Species und die Verwandtschaftsverhältnisse der Ichthyotaenien.* Ctbl. Bakt. 15, 1894.

92. —— *Die Cestoden der Hamburger Magalhaensischen Sammelreise.* Hamburg, 1896.

93. Lühe, M. *Untersuchungen über die Bothriocephalen mit marginalen Genitalöffnungen.* Ztsch. wiss. Zool., 68, 1900.

94. —— *Geschichte und Ergebnisse der Echinorhynchen-Forschung bis auf Westrumb* (1821). Zool. Ann., 1904.

95. —— *Ueber Ostpreussens Helminthenfauna.* Schr. phys.-ökon. Ges. Königsberg, 47, 1906.

96. —— *Parasitische Plattwürmer.* In: Brauer, A.: *Die Süsswasserfauna Deutschlands*, 17 u. 18, 1909-10.

97. —— *Acanthocephalen.* Ibid., 16, 1911.

98. Lundberg, R. *Om Svenska Insjöfiskarnas Utbredning.* Medd. kongl. Landtbruksstyrelsen, 10, 1899.

99. Lunel, G. *Parasites et vers intestinaux des poissons du Léman.* Bull. Soc. vaud. sc. nat., 16, 1879-80.

100. Luther, M. A. *Anteckningar rörande fiskfauna i Keitele sjö och nagra smärre vatten i dess omgifning.* Fisk. f. Finland, 1902.

101. —— *Ueber Triaenophorus robustus Olsson und Henneguya zschokkei Gurley als Parasiten von Coregonus albula aus dem See Sapsojarvi.* Medd. Soc. Faun. et Flor. Fenn., 1909.

102. Marshall, W. S. and Gilbert, N. C. *Notes on the Food and Parasites of some Fresh-water Fishes from the Lakes at Madison.* Rep. U.S. Bureau of Fish., 1904.

103. Matz, F. *Beiträge zur Kenntnis der Bothriocephalen.* Arch. f. Nat., 1892.

104. Meggitt, F. J. *The Structure and Life-history of a Tapeworm (Ichthyotaenia filicollis* Rud.), *Parasitic in the Stickle-back.* Proc. Zool. Soc. London, 1914.

105. Michajlew, W. *Les adaptations graduelles des Copépodes comme premiers hôtes intermédiaires de Triaenophorus nodulosus Pall.* Ann. d. Paras., 10, 1932.

106. M'Intosh, C. *Notes on the Food and Parasites of the Salmo salar of the Tay.* Jour. Linn. Soc., 7, 1863.

107. Mola, P. *Die Parasiten des Cottus gobio L. Beitrag zur helminthologischen Fauna der Teleostei.* Ctbl. Bakt., I, 65, 1912.

108. Monti, R. *La Limnologia del Lario in relazione al ripopolamento delle acque ed alla pesca.* Roma, 1924.

109. —— *Indagini limnologiche.* Boll. pesca. pisc. idr., 5, 1929.

110. —— *L'ampiezza delle variazioni presentate dai coregoni italiani.* Arch. zool. ital. 15. 1930.

111. —— *La genetica dei coregoni italiani e la loro variabilità in relazione coll' ambiente.* Arch. zool. ital., 18, 1933.

112. Mühling, P. *Studien aus Ostpreussens Helminthenfauna.* Zool. Anz., 1898.

113. —— *Die Helminthenfauna der Wirbeltiere Ostpreussens.* Arch. f. Naturg., I, 1898.

114. Neresheimer, E. *Studien über Süsswasserlernaeopodiden.* Ber. Bay. Biol. Versuchst. München, 1909.

115. —— *Die parasitischen Copepoden.* In: Brauer, A.: *Die Süsswasserfauna Deutschland,* 11, 1909.

116. Nordquist, O. *Some Biological Reasons for the Present Distribution of Freshwater-Fishes in Finland.* Fennia, 20, 1903.

117. Nufer, W. *Die Fische des Vierwaldstättersees und ihre Parasiten.* Luzern, 1905.

118. Nybelin, O. *Anatomisch-systematische Studien über Pseudophyllideen.* Göteborgs Kgl. Vet. och Vitt. Samh. Handl., 26, 1922.

119. —— *Zur Helminthenfauna der Süsswasserfische Schwedens. I. Phyllodistomum.* Ibid., 31, 1926.

120. Odenwall, J. *Fiskfaunan i Lappajärvi Sjö.* Act. Soc. Faun. et Flor. Fenn., 56, 1927.

121. OEKLAND, F. *Land- und Süsswasserfauna von Nowaja Semlja.* Norw. Exp. to Novaya Zemlya, 1921. Oslo, 1928.

122. OLSSON, P. *Entozoa iaktagna hos Skandinaviska hafsfiskar.* I. Lunds Univ. Arsskr., 3, 1867.

123. —— *Entozoa iaktagna hos Skandinaviska hafsfiskar.* II. Ibidem, 4, 1868.

124. —— *Bidrag till Skandinaviens Helminthfauna.* I. Kgl. Vet. Akad. Handl., 14, 1875.

125. —— II. Ibid., 25, 1893.

126. PAPPENHEIM, P. *Pisces, Fische.* In BRAUER, A.: *Die Süsswasserfauna Deutschlands*, 1, 1909.

127. PAX, F. *Die Tierwelt Schlesiens.* Jena, 1921.

128. PRENANT, A. *Recherches sur les vers parasites des poissons.* Bull. Soc. Sc. Nancy, S. II, 7, 1886.

129. RAUTHER, M. *Ueber die Zusammensetzung und Herkunft der Fischfauna Württembergs, einschliesslich des Bodensees.* Bl. f. Aquarien- u. Terrarienk., 32, 1921.

130. RIGGENBACH, E. *Bemerkungen über das Genus Bothriotaenia Raillet.* Ctbl. Bakt., I, 20, 1896.

131. —— *Das Genus Ichthyotaenia.* Rev. suisse de Zool., 4, 1896.

132. SAINT-REMY, G. *Synopsis des Trématodes monogénèses.* Rev. biol. Nord. France, 4, 1891-92.

133. —— *Complément du Synopsis des Trématodes monogénèses.* Arch. d. Paras., 1, 1898.

134. SCHEFFELT, E. *Die Coregonen.* Der Naturforscher, 1928-29.

135. SCHEURING, L. *Bamdwurminfektion bei Forellen.* Allg. Fisch. Ztg., 1919.

136. —— *Ein neuer Fund von Triaenophorus robustus Olsson.* Zool. Anz., 52, 1921.

137. —— *Beobachtungen zur Biologie des Genus Triaenophorus und Betrachtungen über das jahreszeitliche Auftreten von Bandwürmern.* Ztschr. Paras., 2, 1929.

138. SCHNEIDER, G. *Ichthyologische Beiträge.* II. Act. Soc. Faun. et Flor. Fenn., 21, 1901.

139. —— *Nagra statistiska meddelanden angaende parasita i fiskar fran Finlands södra skärgard.* Fisk. f. Finland, 1901.

140. —— *Ueber die in den Fischen des finnischen Meerbusens vorkommenden Endoparasiten.* Act. Soc. Faun. et Flor. Fenn., 22. 1902.

141. Schneider, G. *Das Vorkommen der Larve des Bandwurmes Bothriotaenia proboscidea Batsch im Magen und Darm von Ostseehäringen.* Sitzb. Ges. nat. Frde. Berlin, 1, 1902.

142. —— *Ueber zwei Endoparasiten aus Fischen des finnischen Meerbusens.* Medd. Soc. Faun. et Flor. Fenn., 29, 1903.

143. —— *Beiträge zur Kenntnis der Helminthenfauna des finnischen Meerbusens.* Acta Soc. Faun. et Flor. Fenn., 26, 1903.

144. —— *Zur Fischkunde in den Ostseeprovinzen.* Korrbl. Naturf. Ver. Riga, 1904.

145. —— *Die Ichthyotaenien des finnischen Meerbusens.* Festschr. f. Palmén. Helsingfors, 1905.

146. Schor. *Contribution à l'étude du Bothriocephalus latus Brems. et de sa distribution dans le canton de Vaud.* Thèse. Lausanne, 1902.

147. Smolian, K. *Merkbuch der Binnenfischerei.* Berlin, 1920.

148. Stafford, J. *Trematodes from Canadian Fishes.* Zool. Anz., 27, 28, 1904-05.

149. Stiles, C. W. and Hassall, A. *A Preliminary Catalogue of the Parasites contained in the Collections of the U.S. Bureau of Animal Industry.* Vet. Mag., 1894.

150. Stossich, M. *Brani di Elmintologia tergestina.* Boll. Soc. Adriat. Sc. nat., 9, 1886.

151. —— *I Distomi dei pesci marini e d'acqua dolce.* Progr. ginn. comunale Trieste. 1886.

152. —— *Elminti veneti raccolti dal Dr. Alessandro conte de Ninni.* Boll. Soc. Adr. Sc. nat. 10, 1890.

153. —— *Saggio di una Elmintologia di Trieste e provincie contermini.* Trieste, 1898.

154. Schuberg, A. u. Schröder, A. *Myxosporidien aus dem Nervensystem und der Haut der Bachforelle.* Arch. f. Protistenk., 6, 1905.

155. Surbeck, G. *Eine auffallende Parasitenhäufung bei Coregonen.* Schweiz. Fisch. Ztg., 18, 1910.

156. —— *Eine grosse Sporocyste von Henneguya zschokkei.* Ibid., 19, 1911.

157. —— *Ueber eine eigenartige Form des Auftretens von Henneguya zschokkei Gurley.* Ibid., 21, 1913.

158. —— *Beobachtungen und Untersuchungen an Sandfelchen (C. schinzii helveticus var. bodensis Fat. = C. fera Jur.) des Bodensees.* Ibid., 24, 1916.

159. —— *Beitrag zur Kenntnis der schweizerischen Coregonen.* Festschr. f. Zschokke. Basel, 1912.

160. —— *Untersuchungen an Blaufelchen des Bodensees während der Laichzeit* 1921. Schweiz. Fisch. Ztg., 30, 1922.

161. Surbeck, G. *Untersuchungen an Gangfischen (C. macrophthalmus Nüss.) des Bodensees (Obersees).* Ibid., 1925.

162. —— *Weitere Untersuchungen an Gangfischen (C. macrophthalmus Nüss.) des Bodensees.* Ibid., 36, 1928.

163. —— *Untersuchungen an Gangfischen (C. macrophthalmus Nüss.) des Untersees.* Ibid., 1929.

164. —— *Untersuchungen an Gangfischen (Coregonus macrophthalmus Nüss.) des Untersees.* Ztschr. f. Hydr., 1931.

165. Thienemann, A. *Die Entstehung einer neuen Coregonenform in einem Zeitraum von vierzig Jahren.* Zool. Anz., 38, 1911.

166. —— *Die Silberfelchen des Laacher Sees. Die Ausbildung einer neuen Coregonenform in einem Zeitraum von 40 Jahren.* Zool. Jhrb. Syst., 32, 1912.

167. Thienemann, A. *Die Unterschiede zwischen der grossen Maräne des Madüsees und des Selentersees.* Zool. Anz., 48, 1916.

168. —— *Weitere Untersuchungen an Coregonen.* Arch. f. Hydr., 13, 1922.

169. —— *Die Süsswasserfische Deutschlands. Eine tiergeographische Skizze.* Stuttgart, 1925.

170. —— *Die Bedeutung des Laacher Sees für die Tierkunde und Seenkunde.* Natur u. Heimat., 1926.

171. —— *Coregonen aus dem Ladogasee.* Vam. Iulk. Osa 6 u. Arch. f. Hydr., 1927.

172. —— *Ueber die Coregonen des Comersees.* Arch. f. Hydr., 19, 1928.

173. —— *Die Felchen des Laacher Sees.* Zool. Anz., 75, 1928.

174. —— *Ueber die Edelmaräne und die von ihr bewohnten Seen (Coregonus lavaretus forma generosus Peters).* Arch. f. Hydr., 19, 1928.

175. Tosh, J. R. *On the Internal Parasites of the Tweed Salmon.* Ann. Mag. Nat. Hist., 16, 1906.

176. Valikanyas, J. *Kotimaisten gleisten claintieteelisten kokoelmien kasvuv.* 1928-29. Mem. Soc. Faun. et Flor. Fenn., 5, 1928-29.

177. Van Cleave, H. J. *Acanthocephala from the Illinois River, with Descriptions of Species and a Synopsis of the Family Neochinorhynchidae.* Contr. Zool. Lab. Univ. Ill., 7, 1920.

178. —— *Acanthocephala.* Report of the Canadian Arctic Expedition. Ottawa, 1920.

179. Voigt, M. u. Zacharias, O. *Beiträge zur Kenntnis des Vorkommens von Fischparasiten in den Plöner Gewässern.* Forsch. Ber. Biol. Stat. Plön., 10, 1902.

180. Wagler, E. *Der Blaufelchen des Bodensees (Coregonus wartmanni Bloch). Versuch einer Monographie.* Int. Rev., 18, 1927.

181. —— *Die Coregonen in den Seen des Voralpengebiets.* Ibid., 26, 1932.

182. Wagner, O. *Ueber den Entwicklungsgang einer Fischtaenie.* Zool. Anz., 46, 1915.

183. —— *Ueber die Taenien der Süsswasserfische.* Nat. Wochschr., 31, 1916.

184. —— *Ueber Entwicklungsgang und Bau einer Fischtaenie (Ichthyotaenia torulosa Batsch).* Jen. Ztschr. f. Naturw., 55, 1917.

185. Ward, H. B. *Some Notes on the Biological Relations of Fish Parasites of the Great Lakes.* Publ. Nebr. Acad. Sc., 4, 1893.

186. —— *Studies from the Zoological Laboratory of the University of Nebraska.* Rep. of the Zool., 28, 1898.

187. —— *The Influence of Hibernation and Migration on Animal Parasites.* Proc. Int. Zool. Congr. Boston, 1907.

188. —— *Internal Parasites of the Sebago Salmon.* Bull. Bureau of Fish., 28, 1908.

189. —— *Some Points in the Migration of the Pacific Salmon as shown by its Parasites.* Stud. Zool. Lab. Univ. Nebr., 92, 1908.

190. —— *Notes on North American Myxosporidia.* Jour. Paras., 6, 1919.

191. Wegener, G. *Die Ektoparasiten Ostpreussens.* Königsberg, 1910.

192. Wisniewski, L. W. *Zur postembryonalen Entwicklung von Cyathocephalus truncatus Pall.* Zool. Anz., 98, 1932.

193. —— *Cyathocephalus truncatus Pallas, ein Fischparasit aus dem Vrelo Bosne.* Fisch. Bl. Sarajevo, 1932.

194. Wolf, E. *Beiträge zur Entwicklungsgeschichte von Cyathocephalus truncatus Pallas.* Zool. Anz., 30, 1905.

195. Wülker, G. *Nematodes.* In: Schulze, P.: *Biologie der Tiere Deutschlands*, 8, 1924.

196. Wright, R. R. *Contributions to American Helminthology. No. 1.* Proc. Can. Inst. N.S., 1, 1879.

197. Zacharias, O. *Das Vorkommen von Distomencysten in Coregonus.* Ctbl. Bakt., 1892.

198. —— *Mitteilung über gelegentlich aufgefundene Parasiten der Fischfauna von Plön.* Plöner Forsch. Ber., 10, 1903.

199. Zandt, F. *Fischparasiten des Bodensees.* Ctbl. Bakt., I, 92, 1924.

200. —— *Untersuchungen an Gangfischen (Coregonus macrophthalmus Nüss.) des Konstanzer Fischwassers.* Bad. Fisch. Ztg., 1928.

201. Zograf, N. *La pêche et la pisciculture en Russie.* Bull. Soc. d'aq. et de pêche, 7, 1895.

202. Zschokke, F. *Recherches sur l'organisation et la distribution faunistique des vers parasites des poissons d'eau douce.* Arch. d. Biol., 1884.

203. Zschokke, F. *Die Parasiten unserer Süsswasserfische.* In: Zacharias, O.: *Das Tier- und Pflanzenleben des Süsswassers.* Leipzig, 1891.

204. —— *Die Parasitenfauna von Trutta salar.* Ctbl. Bakt., 10, 1891.

205. —— *Die Parasitenfauna der aplacentalen Säugetiere.* Zool. Anz., 19, 1896.

206. —— *Zur Faunistik der parasitischen Würmer der Süsswasserfische.* Ctbl. Bakt., 19, 1896.

207. —— *Myxobolus bicaudatus n. sp., ein Parasit der Coregoniden des Vierwaldstättersees.* Mitt. Nat. Ges. Luzern, 1896-97.

208. —— *Die Myxosporidien in der Muskulatur der Gattung Coregonus.* Zool. Anz., 21, 1898.

209. —— *Die Myxosporidien der Gattung Coregonus.* Ctbl. Bakt., 23, 1898.

210. —— *Neue Studien an Cestoden südamerikanischer Säugetiere.* Ztschr. wiss. Zool., 65, 1899.

211. —— *Die Cestoden südamerikanischer Beuteltiere.* Zool. Anz., 27, 1904.

212. —— *Moniezia diaphana n. sp., ein weiterer Beitrag zur Kenntnis der Cestoden aplacentaler Säugetiere.* Ctbl. Bakt., 44, 1907.

213. —— *Die Tierwelt des Kantons Tessin.* Basel, 1928.

214. Zschokke, F. u. Heitz, A. *Entoparasiten aus Salmoniden von Kamtschatka.* Rev. suisse de Zool., 22, 1914.

215. Zunker, M. *Cestoda.* In Schulze, P.: *Biologie der Tiere Deutschlands*, 21, 1926.

* * *

216. Jääskelainen, P. *Ueber die Nahrung und die Parasiten der Fische im Ladogasee.* Helsingfors, 1921.

217. Freidenfeldt, T. *Morphologisch-systematische Bemerkungen über Ergasilus sieboldii v. Nordm. nebst vorläufigen Mitteilungen über die Lebensgeschichte des Tieres.* Lund, 1910.

218. Gaschott, O. *Krankheiten der Forelle.* Sammlung fischereilicher Zeitfragen, Heft 20, 1930.

219. —— *Krankheiten des Karpfens.* Ibid., Heft 21, 1931.

220. —— *Einige in Deutschland wenig bekannte oder neue Fischerkrankungen.* Rev. ges. Hydrobiol. Hydrographie. Bd. 26, 1932.

221. v. Ihering. *Die Helminthen als Hilfsmittel zoogeographischer Forschung.* Zool. Anz., 1902.

222. Zschokke, F. *Marine Schmarotzer in Süsswasserfischen.* Verhdlg. Naturf. Ges. Basel, Bd. 16, 1903.